

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS  
Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade



Tese

**Respostas da cultura da soja (*Glycine max* L.) e de plantas daninhas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> quando em competição e submetidas a estresses abióticos**

**Queli Ruchel**

Pelotas, 2018

**QUELI RUCHEL**

**Respostas da cultura da soja (*Glycine max* L.) e de plantas daninhas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>  
quando em competição e submetidas a estresses abióticos**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Fitossanidade (área do conhecimento: Herbologia).

Orientador: Dr. Dirceu Agostinetto

Coorientadores: Dr. Leandro Vargas

PhD. Luis Antonio de Avila

Pelotas, 2018

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas  
Catalogação na Publicação

R899r Ruchel, Queli

Respostas da cultura da soja (*Glycine max* L.) e de plantas daninhas C3 e C4 quando em competição e submetidas a estresses abióticos / Queli Ruchel ; Dirceu Agostinetto, orientador ; Leandro Vargas, Luis Antonio de Avila, coorientadores. — Pelotas, 2018.

220 f.

Tese (Doutorado) — Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

1. *Amaranthus* spp.. 2. *Bidens pilosa* L.. 3. Déficit hídrico. 4. Luz. 5. Temperatura elevada. I. Agostinetto, Dirceu, orient. II. Vargas, Leandro, coorient. III. Avila, Luis Antonio de, coorient. IV. Título.

CDD : 632.9

**Banca examinadora:**

---

Eng. Agr. Dr. Mario Antonio Bianchi

---

Eng. Agr. Dr. Luciano do Amarante

---

Eng. Agr. Dr. Leandro Vargas

---

Biólogo Dr. Gustavo Maia Souza

---

Eng. Agr. Dr. Dirceu Agostinetto  
(Orientador)

Aos meus pais, Antonio e Loreci;  
As minhas irmãs, Bruna e Eduarda.

**OFEREÇO E DEDICO**

## **Agradecimentos**

À Deus, pelo dom da vida e por ter-me proporcionado força e coragem durante minha caminhada até a concretização desse objetivo.

Aos meus pais e minhas irmãs que, com muito carinho, amor e apoio, não mediram esforços para que eu chegasse até esta etapa de minha vida.

Ao Professor Dirceu Agostinetti, exemplo de competência e profissionalismo, pela paciência na orientação, ensinamentos, conselhos, incentivo, amizade, disponibilidade e, por não ter medido esforços para ajudar-me na garantia do bom andamento da pesquisa.

Aos Professores Leandro Vargas e Luis Antonio de Avila pela amizade, incentivo, convívio e por ter contribuído para minha formação.

À Pós-Doutoranda Daiane Benemann, pela disponibilidade, paciência, amizade, ensinamentos e aconselhamento para a melhoria do trabalho.

Ao Centro de Herbologia (CEHERB) por ter me acolhido e, ao Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade pela oportunidade de realização do curso, bem como aos professores que contribuíram para minha formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado, com estágio sanduíche no exterior.

Aos meus colegas e amigos do CEHERB Camila Tarouco, Cláudia de Oliveira, Daniela Tessaro, Edna Souza, Franciele Mariani, Jéssica Garcia, Joanei Cechin, Lais Perboni, Marcos Nohatto, Nixon Westendorff, em especial a Ana Cláudia Langaro, André da Rosa Ulguim, Andres Monge Vargas, Bruno Moncks da Silva, Diego Severo Fraga e Renan Zandoná pela amizade, incentivo, auxílio na execução dos trabalhos e pelos momentos de convívio.

Aos estagiários e bolsistas Jéssica Gomes, José Silva, Jonathan Torchelsen, Pedro Dias e Roberto de Avila Neto pela amizade e auxílio na execução dos experimentos.

À “Texas A&M University” e, em especial ao Dr. Muthu Bagavathiannan pela excelente oportunidade, suporte na pesquisa, receptividade e orientação durante meu doutorado sanduíche, bem como aos colegas e amigos da “Texas A&M University” Josiane Argenta, Matheus Martins e Vitor Wilson Damião.

Igualmente, agradeço as amigas Nara Nunes Lage e Monica Lyerly pelos momentos de excelente convívio e amizade.

A todos os que contribuíram e não mediram esforços para a realização deste trabalho.

## Resumo

RUCHEL, Queli. **Respostas da cultura da soja (*Glycine max* L.) e de plantas daninhas  $C_3$  e  $C_4$  quando em competição e submetidas a estresses abióticos.** 2018. 220f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

Estresse em função de altas temperaturas, déficit hídrico e competição por recursos (luz e  $CO_2$ ) são fatores que limitam o crescimento e produtividade das culturas, podendo modificar interações entre plantas, gerando respostas morfofisiológicas, metabólicas e moleculares. Assim, os objetivos da pesquisa foram avaliar a habilidade competitiva do picão-preto e caruru com a soja; verificar as respostas isoladas da soja, picão-preto, caruru e, da cultura em competição com caruru, submetidos à temperatura elevada; verificar o efeito do estresse térmico, déficit hídrico e recuperação das plantas na interação soja/caruru; verificar o impacto da temperatura e regime hídrico na interação entre soja e caruru; e, analisar as respostas ao  $CO_2$  e luz em caruru, picão-preto e soja. Para isso, foram realizados estudos simulando condições de competição, alta temperatura, déficit hídrico, concentrações de  $CO_2$ , diferentes níveis e qualidade de luz entre soja, picão-preto e caruru. Os resultados permitem inferir que, em geral, a soja com via fotossintética  $C_3$ , apresenta competitividade superior ao picão-preto ( $C_3$ ) e inferior ao caruru ( $C_4$ ), sendo que a competição interespecífica é mais prejudicial para as espécies  $C_3$  e, a intraespecífica para a  $C_4$ . Independente da amplitude térmica e regime hídrico utilizados, o caruru demonstra competitividade superior e similar a soja, respectivamente. A temperatura elevada causa estresse oxidativo em picão-preto e eleva a atividade enzimática em caruru, não influenciando a soja. Em competição, a alta temperatura reduz os parâmetros fotossintéticos da cultura e aumenta o estresse oxidativo em caruru. O caruru possui competitividade superior a soja nas combinações de temperaturas e regimes hídricos adotados, sendo que o déficit hídrico e a competição influenciam mais negativamente nos parâmetros morfológicos e fotossintéticos das espécies, comparado a temperatura elevada. Além disso, as espécies  $C_3$  possuem ponto de compensação ao  $CO_2$ , eficiência quântica, parâmetros fotossintéticos e morfológicos superiores a espécie  $C_4$  e, esta apresenta ponto de saturação ao  $CO_2$ , ponto de saturação e compensação à luz e, eficiência de carboxilação superiores ao picão-preto e soja.

Palavras-chave: *Amaranthus* spp.; *Bidens pilosa* L.; déficit hídrico; luz; temperatura elevada.



## Abstract

RUCHEL, Queli. **Responses of soybean crop (*Glycine max* L.) and C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> weeds when in competition and submitted to abiotic stresses**. 2018. 220f. Tesis (Doctorate) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

Stress due to high temperatures, water deficit and competition for resources (light and CO<sub>2</sub>) are factors that limit crop growth and productivity, can modify interactions between plants, generating morphophysiological, metabolic and molecular responses. The objectives of research were to evaluate the competitive ability of beggarticks and slender amaranth with soybean; to verify isolated responses of soybean, beggarticks, slender amaranth and, crop in competition with slender amaranth under high temperature; to verify the effect of thermal stress, water deficit and plant recovery on soybean and slender amaranth interaction; to verify the impact of temperature and water regime on the interaction between soybean and slender amaranth; and, analyze the responses to CO<sub>2</sub> and light in slender amaranth, beggarticks and soybean. Studies were performed simulating competition conditions, water deficit, high temperature, CO<sub>2</sub> concentrations, different levels and light quality between soybean, beggarticks and slender amaranth. The results allow to infer that, soybean with C<sub>3</sub> photosynthetic route, has higher competitiveness to beggarticks and lower to slender amaranth, and interspecific competition is harmful for C<sub>3</sub> species and intraspecific to C<sub>4</sub>. Regardless of thermal amplitude and water regime, slender amaranth has higher and similar competitiveness to soybean, respectively. High temperature causes oxidative stress in beggarticks and elevates enzymatic activity in slender amaranth, not influencing soybean. In competition, high temperature reduces photosynthetic parameters of culture and increases oxidative stress in slender amaranth. Slender amaranth has higher competitiveness to soybean in the combinations of water regimes and temperatures, being that the water deficit and competition influence more negatively the morphological and photosynthetic parameters of species, compared to elevated temperature. The C<sub>3</sub> species have CO<sub>2</sub> compensation point, quantum efficiency, photosynthetic and morphological parameters higher to C<sub>4</sub>, and this has CO<sub>2</sub> saturation point, saturation point and light compensation, and carboxylation efficiency higher to beggarticks and soybean.

Key words: *Amaranthus* spp.; *Bidens pilosa* L.; water deficit; light; high temperature.

## Lista de Figuras

Figura 1	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	39
Figura 2	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	40
Figura 3	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	41
Figura 4	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para clorofila de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	85
Figura 5	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	86
Figura 6	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	88

Figura 7	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	89
Figura 8	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para clorofila de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	114
Figura 9	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	116
Figura 10	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	110
Figura 11	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	118
Figura 12	Quantificação relativa (QR) da expressão dos genes <i>GmPhyA</i> (A), <i>GmCAB3</i> (B), <i>GmRbcS3</i> (C), <i>GmGST</i> (D), <i>GmMnSOD</i> (E), <i>GmCAT1</i> (F) e <i>GmAPX</i> (G) em soja sob monocultivo e em convivência com caruru, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	137
Figura 13	Quantificação relativa (QR) da expressão dos genes <i>BvPhyA</i> (A), <i>AhRbcS3</i> (B), <i>AhSOD<sup>Cu-Zn</sup></i> (C), <i>AcCAT</i> (D), <i>BvAPX</i> (E) e <i>AhNF-YC</i> (F) em caruru (A) sob monocultivo e em convivência com soja, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.....	140
Figura 14	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	150

Figura 15	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para número de folhas de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	151
Figura 16	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	152
Figura 17	Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	153
Figura 18	Efeito da concentração de CO <sub>2</sub> sobre a taxa fotossintética (A) de caruru, picão-preto e soja e, porção linear de 0 a 100μmol mol <sup>-1</sup> de CO <sub>2</sub> (B). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2017.....	177
Figura 19	Efeito da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (DFFFA) sobre a taxa fotossintética (A) de caruru, picão-preto e soja e, porção linear de 0 a 100μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> de DFFFA (B). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2017.....	180

## Lista de Tabelas

Tabela 1	Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de picão-preto ou caruru, em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	43
Tabela 2	Índices de competitividade entre soja e picão-preto ou caruru expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	45
Tabela 3	Resposta da cultura da soja à interferência de picão-preto ou caruru avaliada em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	47
Tabela 4	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	49
Tabela 5	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Clb), total (Cltot), relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) e carotenoides totais (CRT) extraídos de folhas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	51
Tabela 6	Teor de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ) (mM/g), TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> de MF) e extravasamento celular (EC - %) extraídos de folhas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	52

Tabela 7	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	63
Tabela 8	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	64
Tabela 9	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Cib), total (Cltot) e relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015..	67
Tabela 10	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Cib), total (Cltot) e relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015..	68
Tabela 11	Teores de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	69
Tabela 12	Teores de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	70
Tabela 13	Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), da catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) em plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	73
Tabela 14	Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), da catalase (CAT) e da ascorbato peroxidase (APX) em plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.....	74

Tabela 15	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.....	77
Tabela 16	Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.....	78
Tabela 17	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Clb) e total (Cltot) extraídos de folhas de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.....	80
Tabela 18	Relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) e carotenoides totais (CRT) extraídos de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.....	81
Tabela 19	Teores de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) e extravasamento celular extraídos de folhas de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.....	83
Tabela 20	Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis clorofila, estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	91
Tabela 21	Índices de competitividade entre soja e caruru avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE), expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	92
Tabela 22	Resposta da cultura da soja à interferência de caruru, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	94

Tabela 23	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	96
Tabela 24	Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	97
Tabela 25	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	98
Tabela 26	Teores de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), TBARS, extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	100
Tabela 27	Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), atividade da catalase (CAT) e atividade da ascorbado peroxidase (APX) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	103
Tabela 28	Primes utilizados para RT-qPCR em soja e caruru submetidos a diferentes regimes hídricos e proporção de plantas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	113
Tabela 29	Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis clorofila, estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja associadas com plantas de caruru, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	120
Tabela 30	Índices de competitividade entre soja e caruru avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH), expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	121



Tabela 31	Resposta da cultura da soja à interferência de caruru avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	123
Tabela 32	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	126
Tabela 33	Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	127
Tabela 34	Teores de clorofila <i>a</i> (Cla), <i>b</i> (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A/B) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	129
Tabela 35	Teores de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), TBARS, extravasamento de eletrólitos celulares e teor de prolina (PROL) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	131
Tabela 36	Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), atividade da catalase (CAT) e atividade da ascorbado peroxidase (APX) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.....	134
Tabela 37	Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis estatura e número de folhas e, produtividade relativa total (PRT) nas proporções de 75:25, 50:50 e 25:75 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	155
Tabela 38	Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis área foliar e massa seca da parte aérea e, produtividade relativa total (PRT) nas proporções de 75:25, 50:50 e 25:75 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	156

Tabela 39	Índices de competitividade entre soja e caruru expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	157
Tabela 40	Estatuira (EST) número de folhas (NF) e área foliar (AF) da cultura da soja, conduzida em temperatura normal e elevada, submetida a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	159
Tabela 41	Massa seca de folhas (MSF), caules (MSC) e total (MST) da cultura da soja, conduzida em temperatura normal e elevada, submetida a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	160
Tabela 42	Estatuira (EST), número de folhas (NF) e área foliar (AF) do caruru, conduzido em temperatura normal e elevada, submetido a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	162
Tabela 43	Massa seca de folhas (MSF), caules (MSC) e total (MST) do caruru, conduzido em temperatura normal e elevada, submetido a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	163
Tabela 44	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	164
Tabela 45	Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	165
Tabela 46	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de caruru, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	167

Tabela 47	Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	168
Tabela 48	Potencial de água na folha (MPa) de plantas de soja e caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função das proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.....	169
Tabela 49	Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO <sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliados sob diferente qualidade de luz. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2017.....	182
Tabela 50	Teor de clorofila (CLO), estatura (EST), área foliar (AF) e massa seca (MS) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliados sob diferente qualidade de luz. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2017.....	184

## Sumário

<b>1 Introdução.....</b>	<b>21</b>
<b>2 Capítulo I - Habilidade competitiva relativa de picão-preto (C<sub>3</sub>) e caruru (C<sub>4</sub>) com a cultura da soja (C<sub>3</sub>).....</b>	<b>31</b>
<b>2.1 Introdução.....</b>	<b>31</b>
<b>2.2 Material e métodos.....</b>	<b>33</b>
<b>2.3 Resultados e discussão.....</b>	<b>38</b>
<b>2.4 Conclusões.....</b>	<b>53</b>
<b>3 Capítulo II - Resposta da cultura da soja e de plantas daninhas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> submetidas a diferentes temperaturas.....</b>	<b>54</b>
<b>3.1 Introdução.....</b>	<b>54</b>
<b>3.2 Material e métodos.....</b>	<b>56</b>
<b>3.2.1 Resposta das plantas a elevada temperatura.....</b>	<b>56</b>
<b>3.2.2 Resposta das plantas a elevada temperatura e competição.....</b>	<b>59</b>
<b>3.2.3 Efeito do estresse térmico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha.....</b>	<b>60</b>
<b>3.3 Resultados e discussão.....</b>	<b>62</b>
<b>3.3.1 Resposta das plantas a elevada temperatura.....</b>	<b>62</b>
<b>3.3.2 Resposta das plantas a elevada temperatura e competição.....</b>	<b>76</b>
<b>3.3.3 Efeito do estresse térmico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha.....</b>	<b>84</b>
<b>3.4 Conclusões.....</b>	<b>106</b>
<b>4 Capítulo III - Efeito do estresse hídrico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha.....</b>	<b>107</b>
<b>4.1 Introdução.....</b>	<b>107</b>

4.2 Material e métodos.....	110
4.3 Resultados e discussão.....	114
4.4 Conclusões.....	143
5 Capítulo IV - Resposta à temperatura e regime hídrico em plantas de soja ( <i>Glycine max</i> L.) e caruru ( <i>Amaranthus palmeri</i> S.) em competição.....	144
5.1 Introdução.....	144
5.2 Material e métodos.....	146
5.3 Resultados e discussão.....	149
5.4 Conclusões.....	171
6 Capítulo V - Influência do CO <sub>2</sub> e luz nas características morfofisiológicas de plantas de caruru, picão-preto e soja.....	172
6.1 Introdução.....	172
6.2 Material e métodos.....	174
6.3 Resultados e discussão.....	176
6.4 Conclusões.....	186
7 Conclusões.....	187
8 Referências.....	188
Vita.....	220

## 1 INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* L. Merr.) é uma planta anual, pertencente à família Fabaceae, com via fotossintética C<sub>3</sub>, originária do continente asiático (ZISKA, 2012). No Brasil, a soja constitui uma das principais culturas agrícolas, com estimativa de produção total superior a 111 milhões de toneladas e área colhida de aproximadamente 35 milhões de hectares na safra 2017/18 (CONAB, 2018). O Brasil é o segundo maior produtor e exportador mundial do grão, atrás apenas dos Estados Unidos (FAO, 2018). O Rio Grande do Sul (RS) é o Estado brasileiro que apresenta a terceira maior produção, representando aproximadamente 15% da produção nacional, com média de 3.082kg ha<sup>-1</sup> (CONAB, 2018).

A produtividade da soja pode ser afetada por diversos fatores bióticos e abióticos, dentre eles, a competição com plantas daninhas, períodos prolongados de temperatura elevada e deficiência hídrica. Os prejuízos causados pelas plantas daninhas são reflexos principalmente da competição por recursos disponíveis no ambiente (dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), luz, água e nutrientes) e sua presença pode causar prejuízos de até 93% na produtividade (SILVA et al., 2009a), afetando a formação de trifólios, acúmulo de massa seca, número de legumes, peso de grãos e dificultando a operação de colheita (LAMEGO et al., 2004; PITTELKOW et al., 2009).

Entretanto, as perdas são variáveis em função da espécie e população da infestante, cultivar utilizada, práticas de manejo adotadas (GALON et al., 2007), época de emergência de plantas daninhas e estágio fenológico, que proporcionam diferente grau de competição (AGOSTINETTO et al., 2014). Espécies morfológica e/ou fisiologicamente próximas apresentam exigências semelhantes em relação aos recursos, tornando mais intensa a competição (SILVA; DURIGAN, 2006). Dentre as plantas daninhas que competem com a soja se destacam o picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e o caruru (*Amaranthus* spp.) que, pela semelhança em termos de hábito

de crescimento e arquitetura foliar competem pelo nicho com a cultura, dificultando muitas vezes a adoção de medidas de controle.

O picão-preto é planta daninha com via fotossintética  $C_3$ , pertence à família Asteraceae e causa efeitos negativos na cultura da soja quando presente, por ser altamente prolífico, apresentar germinação escalonada, ocorrer em altas populações e possuir elevada capacidade de competição por recursos limitantes (FLECK et al., 2004; FERREIRA et al., 2011). O atraso na emergência da soja em relação às plantas daninhas, principalmente no caso de picão-preto aumenta os efeitos negativos dessas sobre a cultura, os quais são potencializados pelo incremento da densidade (FLECK et al., 2004). Por sua vez, o caruru apresenta rota fotossintética  $C_4$ , pertence à família Amaranthaceae, prolífica produção de sementes e, devido ao hábito de crescimento agressivo possui boa competitividade com diversas culturas por luz, água e nutrientes (GUO; AL-KHATIB, 2003), reduzindo a produtividade, qualidade e eficiência de colheita das culturas (KNEZEVIC et al., 1997).

A competição entre plantas ocorre quando ao menos um dos recursos essenciais ao seu desenvolvimento e crescimento encontra-se em quantidade limitada para atender às necessidades de todos os indivíduos presentes no meio (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). No ambiente, pode ocorrer competição intraespecífica e/ou interespecífica, podendo a última ser mais representativa, dependendo do nicho ecológico (RIGOLI et al., 2008).

Para determinar as interações competitivas entre plantas daninhas e culturas, têm sido desenvolvidos vários métodos, os quais consideram os fatores população de plantas, proporção de espécies e arranjo espacial (RADOSEVICH, 1987), abrangendo quatro tipos gerais de experimento: aditivo, sistemático, superfície de resposta e série substitutiva. Em cada método experimental, a resposta de uma espécie é utilizada para descrever a influência da outra na associação, por meio de variáveis como produtividade, taxa de germinação e mortalidade de plantas.

Os estudos de série de substituição possibilitam comparar a competição inter e intraespecífica, visando indicar qual genótipo ou espécie é mais competitivo (RADOSEVICH, 1987; COUSENS, 1991; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). Esse experimento tem como intuito medir as produtividades das associações entre espécies, principalmente entre culturas e plantas daninhas, mantendo-se constante a população total de plantas, para que essas possam ser comparadas as do respectivo monocultivo (RIGOLI et al., 2008).

A avaliação da competitividade relativa entre a cultura do trigo (*Triticum aestivum* L.) e azevém (*Lolium multiflorum* L.) (AGOSTINETTO et al., 2017a); cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) e picão-preto (GALON et al., 2017b); soja competindo com capim pé-de-galinha (*Eleusine indica* L.) (FRANCO et al., 2017); soja em convivência com leiteira (*Euphorbia heterophylla* L.) (ULGUIM et al., 2016); e, arroz (*Oryza sativa* L.) com capim-arroz (*Echinochloa crus-galli* L.) (BASTIANI et al., 2016) são exemplos de pesquisas que utilizaram o método substitutivo.

O método de estudo de série de substituição baseia-se especialmente na análise dos resultados provenientes de variáveis de crescimento, como massa seca, área foliar e estatura de plantas. No entanto, além da resposta morfológica, também há necessidade da compreensão das mudanças que ocorrem na fisiologia, metabolismo e expressão gênica das plantas decorrentes do estresse causado pela competição por recursos limitados. Trabalhos avaliando essas respostas foram realizados em soja competindo com leiteira (ULGUIM et al., 2017); trigo em convivência com azevém (AGOSTINETTO et al., 2017b); azevém com soja (AGOSTINETTO et al., 2016); e, arroz com arroz-vermelho (NOHATTO et al., 2016).

Compreender os efeitos da limitação ou excesso de recursos para plantas principalmente frente às mudanças climáticas é importante, porém, geralmente pesquisas concentram-se em avaliar apenas fatores de estresse isolados, a exemplo, estresses abióticos não considerando a presença de fatores bióticos, como a competição entre culturas e plantas daninhas (GORANTLA et al., 2007) ou levando em consideração somente o efeito da concorrência com exclusão de outras influências ambientais (HORVATH; LLEWELLYN; CLAY., 2007). É necessária uma abordagem combinada dos fatores bióticos e abióticos (competição, elevado CO<sub>2</sub>, diferentes níveis e qualidade de luz, alta temperatura e déficit hídrico), avaliando sua possível influência nas respostas das plantas em um ambiente em mudança.

O CO<sub>2</sub> é reconhecido como recurso necessário na fotossíntese das plantas e, vários estudos demonstraram que o aumento da concentração estimula o crescimento vegetal. No entanto, as plantas respondem de forma diferente a mudanças de recursos e, por esta razão, há ampla variação nas respostas fotossintéticas e de crescimento em culturas e plantas daninhas ao aumento do CO<sub>2</sub> (ZISKA; BUNCE, 1997).

As maneiras pelas quais as plantas com diferentes vias fotossintéticas podem responder ao aumento do CO<sub>2</sub> é particularmente importante na interação



cultura/planta daninha em sistemas agrícolas visto que, a maioria das espécies de plantas daninhas que causam perdas na produtividade de culturas são plantas  $C_4$ , enquanto a maioria das culturas com relevância são  $C_3$  (PATTERSON, 1995). No entanto, a generalização de que culturas são  $C_3$  e plantas daninhas são  $C_4$  não deve ser considerada como universal, visto que há importantes culturas  $C_4$  e também existem plantas daninhas  $C_3$  com importância econômica. Deve-se observar que, a interação entre plantas varia por região geográfica e dentro de determinada região, dependendo da temperatura, precipitação, entre outros fatores (ZISKA, 2012).

A luz tem conexão com vários processos nas plantas, inclusive relacionados à tolerância ao estresse, tanto bióticos quanto abióticos (SVYATYNA; RIEMANN, 2012). A medição da taxa fotossintética através da confecção de curvas de resposta à luz permite determinar o ponto de compensação de luz, que representa o valor em que a taxa de liberação de  $CO_2$  pela respiração e assimilação do mesmo pela fotossíntese são iguais (TAIZ et al., 2017). Plantas com menor ponto de compensação de luz apresentam maior taxa de assimilação de  $CO_2$  em condições de reduzida disponibilidade de luz (DIAS-FILHO, 2002).

O impacto da luz sobre as plantas não está somente relacionado à magnitude da densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos que atinge o dossel, mas também à qualidade e à duração da irradiância (MAJEROWICZ; PERES, 2004). O efeito direto da qualidade da luz sobre a fotossíntese e ontogênese caracteriza esse recurso como mais importante no desenvolvimento e crescimento das plantas (JIAO; LAU; DENG, 2007; MEROTTO Jr; FISCHER; VIDAL, 2009).

Altas temperaturas e condições de déficit hídrico são fatores ambientais que geralmente limitam o crescimento e a produtividade de importantes espécies de culturas (BARNABÁS; JÄGER; FEHÉR, 2008; BITA; GERATS, 2013). Os efeitos dos estresses hídrico e térmico estão bem documentados em culturas, no entanto, trabalhos que combinam ambos os fatores abióticos não são comuns, apesar de serem fortemente interligados e causar mudanças morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares (CVIKROVÁ et al., 2013; LIPIEC et al., 2013; ROLLINS et al., 2013; SHINOHARA; LESKOVAR, 2014; NANKISHORE; FARRELL, 2016).

Em condições de campo o estresse por temperatura é frequentemente associado com a reduzida disponibilidade de água (SIMOES-ARAUJO; RUMJANEK; MARGIS-PINHEIRO, 2003), influenciando vários processos celulares nas plantas, que levam a redução da fotossíntese, aumento da transpiração e condutância

estomática e, por vezes redução da biomassa vegetal e produtividade das plantas (SUZUKI et al., 2014; ALBERT et al., 2011; AINSWORTH; ORT, 2010).

Estudos mostram que a temperatura média global pode aumentar de 0,3 a 4,8°C até o final do século (IPCC, 2018). Flutuações na temperatura ocorrem naturalmente durante o crescimento e reprodução da planta, contudo tanto o aumento da temperatura média quanto episódios de temperatura extrema por curtos períodos de tempo causam impactos negativos no crescimento e desenvolvimento de culturas (WHEELER et al., 2000; BITA; GERATS, 2013).

A faixa térmica ideal para o cultivo da soja está entre 20 e 30°C, sendo 28/30°C a temperatura ótima para seu crescimento e desenvolvimento (EMBRAPA, 2008). O estresse térmico pode causar diversos impactos sobre o crescimento das plantas, mas as respostas à alta temperatura dependem da fase do desenvolvimento, da intensidade do aumento e aclimatação da espécie (ALBERT et al., 2011; AINSWORTH; ORT, 2010).

O estresse térmico inibe a fotossíntese, principalmente por causar alterações não estomáticas, como redução da capacidade da cadeia de transporte de elétrons e da atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (rubisco) (WAY; OREN, 2010). Essas alterações podem diferir entre espécies, principalmente entre plantas com rota fotossintética diferente, sendo as plantas C<sub>3</sub> mais sensíveis à seca e à alta temperatura (ALFONSO; BRUGGENANN, 2012) que plantas C<sub>4</sub>, que são mais tolerantes a esses estresses (JALEEL et al., 2009).

Aumentando as temperaturas globais, haverá alteração na distribuição das precipitações, podendo agravar os episódios de déficit hídrico, comprometendo a produtividade das culturas em diversas regiões em todo o mundo (TURNER; MEYER, 2011; AWASTHI et al., 2014). Respostas ao déficit hídrico incluem fechamento de estômatos, diminuição da atividade fotossintética devido a redução da disponibilidade de CO<sub>2</sub>, alterações na elasticidade da parede celular e até mesmo geração de metabólitos tóxicos, que causam a morte da planta. Concomitantemente a esses processos há reprogramação molecular incluindo extensas mudanças na expressão gênica gerando alterações na maquinaria proteica e bioquímica (SAKUMA et al., 2006; SEO et al., 2009; URANO et al., 2009).

O efeito da deficiência hídrica na produção das culturas depende da época de ocorrência e de sua severidade (CASAGRANDE et al., 2001). A disponibilidade hídrica é importante durante todo o desenvolvimento da soja, contudo, à medida que

a planta se desenvolve, a necessidade de água vai aumentando, chegando ao máximo no estágio reprodutivo (floração R<sub>1</sub>-R<sub>2</sub>, frutificação R<sub>3</sub>-R<sub>4</sub>, e enchimento de sementes R<sub>5</sub>-R<sub>6</sub>), que são os estádios mais sensíveis à seca, podendo resultar em redução de produtividade (OYA et al., 2004; KU et al., 2013; SILVA et al., 2015). No Brasil, a privação de água poderá reduzir a produtividade estimada da soja de 15% a 28% até 2030 (REDECLIMA, 2014).

Altas temperaturas e prevalência de seca deverão aumentar em um futuro próximo (IPCC, 2018) e, além de atuarem sobre as plantas cultivadas, podem modificar o comportamento de plantas daninhas e, ambas responderão aos estresses pela combinação de diversas respostas e mecanismos adaptativos em diferentes níveis organizacionais (JAGGARD; QI; OBER, 2010; VALERIO et al., 2013). Dessa forma, enfatiza-se a necessidade de estudar esta combinação de estresses bióticos e abióticos, para aumentar a tolerância em culturas futuras.

As respostas aos estresses envolvem adaptações fisiológicas necessárias para proteger as funções celulares, alterações na fotossíntese, alterações hormonais e acúmulo de metabólitos secundários (BARNABÁS; JÄGER; FEHÉR, 2008; KOTAK et al., 2007; KRISHNAN et al., 2011). Quando expostas a diferentes estresses ambientais as plantas apresentam aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), que podem causar danos oxidativos a biomoléculas, resultando em grave comprometimento celular (SUZUKI et al., 2012). Embora o aumento de EROs representa ameaça para as biomoléculas celulares, também atuam como sinalizadores, ativando genes relacionados a vias de sinalização (DUBEY, 2011).

Para proteção dos danos oxidativos causados pelas EROs, as plantas possuem sistemas antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos (GILL; TUTEJA, 2010). O mais importante mecanismo de detoxificação das EROs inclui a atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT). O balanço entre as atividades da SOD, peroxidases e CAT é crucial para se determinar os níveis basais de radicais superóxido (O<sub>2</sub><sup>\*-</sup>) e peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), prevenindo a formação de radical hidroxila (OH\*) (MITTLER, 2002; VAN BREUSEGEM et al., 2001).

As SODs são metalo-enzimas consideradas a primeira linha de defesa contra EROs e catalisam a dismutação de dois radicais O<sub>2</sub><sup>\*-</sup>, gerando H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e oxigênio (O<sub>2</sub>). Essas enzimas participam da modulação do nível de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos (MITTLER, 2002; BHATTACHARJEE, 2010).

Para catalisar a oxidação de  $H_2O_2$ , formado pela SOD, as plantas apresentam as enzimas peroxidases (POX) (KVARATSKHELIA; WINKEL; THORNELEY, 1997), dentre elas a APX, a qual possui função de proteção antioxidativa em plantas. Estas enzimas catalisam a transferência de elétrons ao  $H_2O_2$ , usando diferentes substratos reduzidos como doadores. Em plantas, o mais importante redutor para o  $H_2O_2$  é o ascorbato, sendo que a APX usa duas moléculas de ascorbato para reduzir o peróxido de hidrogênio à água, com geração concomitante de duas moléculas de monodehidroascorbato (MDHA) (NOCTOR; FOYER, 1998). Além disso, essa enzima possui alta afinidade com o  $H_2O_2$ , permitindo sua eliminação mesmo em baixas concentrações (LOCATO et al., 2010; SHARMA et al., 2012).

A CAT é outra importante enzima envolvida na eliminação  $H_2O_2$  gerado durante a fotorrespiração e  $\beta$ -oxidação de ácidos graxos, encontrada em peroxissomos, glioxissomos e mitocôndrias, responsável por converter  $H_2O_2$  em  $H_2O$  e  $O_2$  (HELDT; HELDT, 2005; DUBEY, 2011). A atividade da CAT é efetiva, principalmente, em concentrações relativamente altas de  $H_2O_2$  e, por isso, são consideradas indispensáveis para a detoxificação de EROs, especialmente em condições de estresse severo, quando os níveis de  $H_2O_2$  são maiores (DUBEY, 2011). No entanto, esta enzima é menos sensível que as peroxidases, com menor afinidade pelo  $H_2O_2$ , sendo o estresse muitas vezes insuficiente para sua ativação.

No sistema antioxidante não enzimático, incluem-se principalmente, o grupo dos compostos fenólicos, que são sintetizados pelas plantas em resposta a diversas causas de estresse (NICHOLSON; HAMMERSCHMIDT, 1992). Antioxidantes não enzimáticos são encontrados em todos os compartimentos celulares e os mais importantes são o ácido ascórbico e a glutatona, os quais têm propriedades hidrofílicas (CHAUDIÈRE; FERRARI-ILIOU, 2010). Antioxidantes hidrofóbicos são encontrados em lipoproteínas e membranas onde interrompem a propagação da peroxidação lipídica, eliminando radicais peroxil e bloqueando a formação de hidroperóxidos, a partir do oxigênio singlete ( $^1O_2$ ). Dentre estes se destacam a vitamina E, prolina e carotenoides (LEDFOURD; NIYOGI, 2005).

A prolina é um aminoácido que atua na proteção de células vegetais contra estresses ambientais, podendo contribuir para aumentar a tolerância das plantas (HARE; CRESS; STADEN et al., 1998; SAKAMOTO; MURATA, 2002). Muitas plantas acumulam prolina em condições de déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas e alguns outros estresses ambientais (CHEN et al., 2001; FUKAYAMA et

al., 2011; SCHAT; SHARMA; VOOIJS, 1997). O acúmulo de prolina em células vegetais tem sido sugerido como mecanismo de ajuste osmótico durante o estresse hídrico (FAHRAMAND et al., 2014). Em arroz, arroz-vermelho e capim-arroz houve incremento de 85% no conteúdo de prolina em plantas submetidas ao estresse hídrico, comparados a condições de capacidade de campo (OLIVEIRA, 2017).

Em condições de estresse extremo ocorre a peroxidação de membranas que afetam a estrutura e funcionalidade do aparato fotossintético, inativando os centros de reação dos fotossistemas (TRIPATHY; MOHAPATRA; GUPTA, 2007). Os sistemas antioxidantes previnem danos ao aparato fotossintético, atuando entre outras funções na proteção dos pigmentos fotossintetizantes. Os teores de clorofilas e carotenoides nas folhas podem indicar o nível de dano que determinado estresse pode estar causando à planta, sendo que danos às clorofilas conduzem à disfunção celular, lesões necróticas ou ainda, a morte celular (FOYER; NOCTOR, 2009; SHARMA et al., 2012).

Temperaturas elevadas causam aumento da razão entre clorofila *a/b* e clorofilas/carotenoides em variedades de tomateiro tolerantes ao estresse térmico, em comparação às sensíveis (CAMEJO et al., 2005). Tais efeitos negativos das temperaturas sobre as clorofilas e aparato fotossintético é associado ao aumento na concentração EROs (CAMEJO et al., 2006; GUO; ZHOU; ZHANG, 2006). A síntese de carotenoides e clorofilas também é influenciada por processos competitivos e déficit hídrico (ULGUIM et al., 2016; AGOSTINETTO et al., 2017b; OLIVEIRA, 2017), uma vez que pode haver redução dos teores de pigmentos fotossintéticos devido ao incremento de EROs (MILLER et al., 2010).

Em resposta a diferentes estresses as plantas passam por reprogramação celular com alteração na expressão e no acúmulo de transcritos de muitos genes (HASHIGUCHI; AHSAN; KOMATSU, 2010; KAVAR et al., 2007). A expressão gênica pode ser desencadeada diretamente pelas condições de estresse ou resultar de danos secundários, como aumento da concentração de EROs nos tecidos celulares (CATTIVELLI et al., 2008). As respostas das plantas aos estresses por seca são processos complexos envolvendo a regulação da expressão de milhares de genes e, em soja, vários genes responsivos ao déficit hídrico foram identificados (GUIMARÃES-DIAS et al., 2012; NEVES-BORGES et al., 2012).

Modificações na expressão de genes que codificam enzimas detoxificantes como CAT, APX, SOD e glutathione S-transferase (GST) são essenciais para manter

a homeostase celular e proteger contra o estresse oxidativo, eliminando EROs e o acúmulo de  $H_2O_2$ , reduzindo a peroxidação de lipídios (VAIDYANATHAN et al., 2003; EYIDOĞAN; OZ, 2007; CHEN et al., 2012). Plantas de arroz sujeitas a seca aumentaram 20 vezes a expressão do gene APX (ROSA et al., 2010); genótipos de mamona (*Ricinus communis* L.) apresentaram maior expressão da SOD em resposta ao estresse hídrico e, aumento de 80 e 70% na expressão dos genes CAT e APX, respectivamente (MORAES et al., 2015). Em tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) e soja que sobre expressam o gene GST observou-se tolerância à seca (JI et al., 2010).

Recentemente trabalhos estão sendo realizados com interesse na identificação de genes que codificam fatores de transcrição (FT), que são proteínas envolvidas nas etapas iniciais de expressão e regulação gênica e, na transdução de sinais em resposta aos estresses (BOGGS et al., 2010; PALMEROS-SUAREZ et al., 2015). Em caruru (*Amaranthus hypochondriacus* L.), o fator nuclear Y (NF-Y) foi identificado como responsável por regular várias respostas de desenvolvimento na planta, induzidas pelo estresse hídrico (PALMEROS-SUAREZ et al., 2015).

As respostas moleculares aos estresses bióticos, em especial a competição entre plantas daninhas e cultivadas ainda é limitado. Muitos genes estão envolvidos na percepção e resposta a luz, fator este envolvido na competição entre plantas. A baixa disponibilidade de luz derivada da competição tem efeito negativo no fotossistema II, no teor de clorofila e na enzima rubisco, reduzindo a fotossíntese e induzindo a formação de EROs (VOLETI; SINGH, 1996).

Os genes relacionados à fotossíntese *CAB* (proteína de ligação a clorofila a/b) e *RbcS* (pequena subunidade da rubisco) são regulados por fitocromos (*Phy*) ao nível da transcrição sendo que, o *PhyA* contribui para o acúmulo de transcritos gênicos sob luz vermelha (TAKANO et al., 2001). A expressão do gene *CAB* em arroz-vermelho sob competição interespecífica aumentou, devido ao sombreamento ocasionado pela cultura do arroz (NOHATTO et al., 2016). Os transcritos do gene *RbcS* em arabidopsis (*Arabidopsis thaliana* L.) são altamente acumulados nas folhas e sua expressão é regulada diferencialmente por condições ambientais adversas (YOON et al., 2001).

A identificação de genes responsivos ao estresse fornece ponto de partida para o desenvolvimento de plantas que apresentam maior capacidade de tolerância aos estresses (PÉREZ-TORRES et al., 2009), auxiliando na compreensão dos mecanismos moleculares envolvidos na resposta das plantas a determinado tipo de

estresse, uma vez que os estresses induzem ou reprimem genes (SHINOZAKI; YAMAGUCHI-SHINOZAKI; SEKI, 2003; BARTELS; SUNKAR, 2005; YAMAGUCHI-SHINOZAKI; SHINOZAKI, 2005). A biologia molecular aliada a técnicas de reação em cadeia da polimerase de transcrição reversa quantitativa em tempo real (RT-qPCR) têm sido utilizada para validar a expressão gênica (GACHON; MINGAN; CHARRIER, 2004) devido a sua sensibilidade e reprodutibilidade na análise dos níveis de transcrição, auxiliando na identificação de genes responsivos ao estresse.

Compreender os efeitos isolados e combinados dos estresses abiótico e biótico, frente às mudanças climáticas é fundamental na adoção de práticas de manejo em condições não ideais de cultivo, uma vez que estes são considerados os principais fatores que limitam o crescimento e a produtividade das plantas, induzindo alterações em diferentes níveis hierárquicos.

Esse trabalho teve como hipóteses que: a soja, com via fotossintética  $C_3$ , apresenta habilidade competitiva similar ao picão-preto ( $C_3$ ) e inferior ao caruru ( $C_4$ ) (Capítulo I); o caruru apresenta maior habilidade competitiva que a soja quando submetidos à alta temperatura e déficit hídrico (Capítulo II e III); o caruru submetido à temperatura elevada e diferente qualidade de luz tem menores alterações de variáveis morfofisiológicas e metabólicas, comparado a soja e picão-preto, ou em competição com a cultura (Capítulo II e V); a combinação da temperatura elevada e déficit hídrico reduz as variáveis morfofisiológicas da soja e caruru em competição (Capítulo IV); e, o aumento dos níveis de luz e  $CO_2$  estimula os parâmetros fotossintéticos das plantas  $C_4$  e  $C_3$ , respectivamente (Capítulo V).

Diante do exposto, o presente estudo teve como objetivos: avaliar a habilidade competitiva do picão-preto e caruru com a cultura da soja (Capítulo I); verificar as respostas isoladas da soja, picão-preto, caruru e, da cultura em competição com caruru submetidos à temperatura elevada (Capítulo II); verificar o efeito do estresse térmico, déficit hídrico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha (Capítulo II e III); verificar o impacto da temperatura e regime hídrico na interação entre soja e caruru (Capítulo IV); e, analisar as respostas ao  $CO_2$  e luz em caruru, picão-preto e soja (Capítulo V).

## **2 CAPÍTULO I – Habilidade competitiva relativa de picão-preto (C<sub>3</sub>) e caruru (C<sub>4</sub>) com a cultura da soja (C<sub>3</sub>)**

### **2.1 Introdução**

A cultura da soja (*Glycine max* L.) é um dos produtos agrícolas mais rentáveis e produzidos no mundo, utilizada no consumo direto pelos humanos, na produção de farelo e óleo vegetal e seus subprodutos (DATTA et al., 2017). O Brasil é o segundo maior produtor e exportador mundial da cultura, com produção total superior a 113 milhões de toneladas de grãos na safra 2016/17 (CONAB, 2018). Contudo, vale ressaltar que vários fatores podem interferir na produtividade da cultura, destacando-se a competição com plantas daninhas.

A competição entre plantas ocorre quando ao menos um dos recursos essenciais ao seu desenvolvimento e crescimento encontra-se em quantidade limitada para atender às necessidades de todos os indivíduos presentes no meio (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). A presença de plantas daninhas em convivência com a soja pode alterar seu desenvolvimento, por promover competição por recursos (SILVA et al., 2008), causando redução na produtividade de grãos em até 80% (GAZZIERO; VARGAS; ROMAN, 2004). Ainda, a perda de produtividade na soja, devido à competição com plantas daninhas, pode variar de acordo com a espécie de planta ocorrente e nível de infestação na área (RIZZARDI et al., 2003; GAZZIERO; VARGAS; ROMAN, 2004).

Para determinar as interações competitivas entre plantas daninhas e culturas, vários métodos foram desenvolvidos, os quais consideram os fatores população de plantas, proporção de espécies e arranjo espacial (RADOSEVICH, 1987), abrangendo quatro tipos gerais de experimento: aditivo, sistemático, superfície de



resposta e série substitutiva. De forma geral, os métodos de estudo da interferência entre culturas e plantas daninhas consideram, em níveis variados, o fator proximidade, seja pelo ajuste da população de plantas, arranjo espacial e/ou proporção (RIZZARDI et al., 2004).

Os experimentos em série de substituição incluem análises de monoculturas, bem como misturas das espécies testadas, em que as proporções dessas variam, enquanto que a população total de plantas é mantida constante para todos os tratamentos (COUSENS, 1991; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). Esses modelos possibilitam o estudo da competição inter e intraespecífica, havendo como premissa que as produtividades das associações possam ser determinadas em comparação às do monocultivo. Em estudo realizado com leiteira (*Euphorbia heterophylla* L.) em convivência com soja, ambas produziram biomassa acima do esperado, indicando produção maior na mistura do que nos respectivos monocultivos (RIZZARDI et al., 2004). Em trabalho realizado por Silva et al. (2014) a competição intraespecífica foi mais importante para buva (*Conyza* spp.) quando convivendo com soja.

Sabe-se que, as espécies de plantas daninhas que causam maiores perdas na produtividade de culturas são plantas C<sub>4</sub>, como o caruru (*Amaranthus* spp.), enquanto a maioria das culturas com relevâncias são C<sub>3</sub>, como a soja (VALERIO et al., 2011). Ainda, embora muitas das plantas daninhas magnoliopsidas encontradas competindo com a cultura da soja possuem rota fotossintética C<sub>3</sub>, como a buva, leiteira e picão-preto (*Bidens* spp.), porém, devido à proximidade fenotípica e fisiológica, podem ser fortes concorrentes a cultura pelos recursos do meio.

Estudos que avaliem as interações competitivas entre plantas com diferentes vias fotossintéticas (C<sub>3</sub> ou C<sub>4</sub>), especialmente interações cultura/planta daninha, em sistemas agrícolas, passam a ser importantes em ambiente em clima de mudanças ambientais. Além disso, auxiliam nas estratégias para seleção de plantas com maior habilidade competitiva, na previsão da estrutura e composição das comunidades vegetais e nas mudanças de distribuição geográfica das espécies. Diante disso, o objetivo do trabalho foi avaliar a habilidade competitiva relativa das plantas daninhas picão-preto (C<sub>3</sub>) e caruru (C<sub>4</sub>) com a cultura da soja (C<sub>3</sub>), através de variáveis de crescimento e fisiologia.

## 2.2 Material e Métodos

O estudo constou de duas etapas, sendo a primeira referente ao experimento em série aditiva durante o período de outubro a dezembro de 2014; e, a segunda, de dois experimentos em série de substituição no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2015, repetidos durante o período de novembro de 2015 a janeiro de 2016, considerados safras 2014/15 e 2015/16, respectivamente. Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e laboratórios pertencente ao Centro de Herbologia, da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, da Universidade Federal de Pelotas (CEHERB/FAEM/UFPel), com delineamento experimental completamente casualizado, com quatro repetições.

Na primeira etapa conduziu-se experimento de monocultivo de soja, caruru e picão-preto em série aditiva, objetivando determinar a população de plantas a partir da qual a massa seca da parte aérea (MS) por unidade de área ( $\text{g m}^{-2}$ ) tornava-se independente da população, de acordo com a “lei de produção final constante” (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). As populações foram 1, 2, 4, 8, 16, 32 e 64 plantas vaso<sup>-1</sup> (equivalentes a 24, 48, 96, 193, 385, 770 e 1540 plantas  $\text{m}^{-2}$ ).

Para a realização do estudo, a cultivar de soja utilizada foi a NA 5909 RG e as sementes de caruru e picão-preto foram coletadas em área não agrícola, no município de Liberato Salzano, Rio Grande do Sul (RS). O experimento foi semeado em vasos com capacidade de 4L e diâmetro de 22cm. O solo utilizado foi classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo, de textura franco-arenosa, pertencente à unidade de mapeamento Pelotas (EMBRAPA, 2009), sendo a fertilidade corrigida pela aplicação de 300  $\text{kg ha}^{-1}$  de adubo na formulação 05-20-20, de acordo com análise de solo (SOCIEDADE..., 2004).

A MS foi determinada aos 45 dias após o transplante (DAT) para picão-preto com soja e 50 DAT para caruru com soja, sendo pesada a parte aérea das plantas, após serem secas em estufa com circulação forçada de ar a 60°C por 72 horas. A análise dos dados permitiu determinar que a população de plantas por unidade experimental, onde a variável tornou-se constante foi de 8, 12 e 18 plantas, equivalente a população de 193, 289 e 434 plantas  $\text{m}^{-2}$  para a cultura da soja, caruru e picão-preto, respectivamente (dados não apresentados).

Para a segunda etapa do estudo, as populações de plantas por unidade experimental foram determinadas a partir do cálculo da média aritmética das

populações das espécies obtidas na primeira etapa, resultando em 10 e 14 plantas vaso<sup>-1</sup>, equivalente a 241 e 337 plantas m<sup>-2</sup>, quando na presença de soja com caruru e soja com picão-preto, respectivamente. As unidades experimentais foram semelhantes a da primeira etapa, exceto pela correção da fertilidade que foi realizada pela aplicação de 220 kg ha<sup>-1</sup> de adubo na formulação 05-20-20, de acordo com análise de solo (SOCIEDADE..., 2004).

Nos experimentos em série de substituição, os tratamentos constaram de proporções de plantas com diferentes rotas fotossintéticas: soja (C<sub>3</sub>) com picão-preto (C<sub>3</sub>) (experimento I) e, soja (C<sub>3</sub>) com caruru (C<sub>4</sub>) (experimento II), sendo as mesmas 100:0 (estande puro de soja), 50:50 e 0:100% (estande puro de picão-preto ou caruru) equivalentes a 14:0, 7:7 e 0:14 plantas vaso<sup>-1</sup> para o experimento I e, 10:0, 5:5 e 0:10 para o experimento II. A semeadura foi realizada em bandejas de polietileno, sendo que quando as plantas das espécies se encontravam com as primeiras folhas verdadeiras expandidas, aos 10, 12 e 15 DAE para soja, picão-preto e caruru, respectivamente, foram transplantadas para os vasos.

As variáveis avaliadas aos 45 dias após o transplante (DAT) para o experimento I e 50 DAT para o experimento II foram estatura (EST), área foliar (AF), MS e parâmetros fotossintéticos da soja e dos competidores. Amostras foliares foram coletadas e armazenadas a -80°C até o momento da análise de clorofilas (CLO), carotenoides (CRT) e danos celulares (teor de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e das espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) e, extravasamento celular).

A EST foi mensurada em todas as plantas de cada repetição, com auxílio de régua milimetrada, tomando-se o comprimento desde o nível do solo até o ápice das folhas, com o limbo foliar distendido. A AF foi determinada com auxílio de medidor de área foliar, modelo LI 3200 C, sendo o valor obtido em cm<sup>2</sup> e convertido em cm<sup>2</sup> planta<sup>-1</sup>, enquanto a MS foi quantificada de modo idêntico ao descrito no experimento de monocultivo e expressa em g planta<sup>-1</sup>.

Para análise dos dados foi utilizado o método da análise gráfica da produtividade relativa (RADOSEVICH, 1987; ROUSH et al., 1989; COUSENS, 1991). O referido procedimento consiste na construção de diagramas, tendo por base as produtividades ou variações relativas (PR) e totais (PRT) nas proporções de plantas de 0, 50 e 100% da cultura e do competidor. A PR foi calculada pela média da mistura/média da monocultura, utilizando-se no cálculo a média por planta de cada

espécie em cada unidade experimental. A PRT é representada pela soma das PR's do competidor e da cultura, nas respectivas proporções de plantas.

Nos diagramas, os resultados obtidos foram comparados aos valores da reta hipotética, que une os pontos zero e um do diagrama, a qual representou a ausência de interferência entre os genótipos. Caso a PR resultar em linha côncava, significa que ocorre prejuízo no crescimento de uma ou de ambas as espécies, enquanto que se a linha apresentada pela PR for convexa, há benefício no crescimento de uma ou de ambas as espécies. Quando a PRT for igual à unidade (um) (linha reta), significa que ocorre competição pelos mesmos recursos; se superior a um (linha convexa) a competição é evitada, devido ao suprimento de recursos superar a demanda ou porque as espécies possuem diferentes demandas pelos recursos do meio; e, quando inferior a um (linha côncava), significa que ocorre antagonismo, havendo prejuízo mútuo ao crescimento das espécies (COUSENS, 1991; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007).

Além da PR e da PRT, calcularam-se índices de competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C). A CR representa o crescimento comparativo da cultura (soja) em relação aos competidores (caruru ou picão-preto); K indica a dominância relativa de uma espécie sobre a outra; e, C aponta qual espécie manifesta-se mais competitiva (COUSENS, 1991; COUSENS; O'NEILL, 1993). Os índices CR, K e C foram calculados utilizando-se as equações propostas por Cousens e O'Neill (1993), conforme segue:

$$CR = PR_{soja} / PR_{competidor}$$

$$K_{soja} = PR_{soja} / (1 - PR_{soja})$$

$$K_{competidor} = PR_{competidor} / (1 - PR_{competidor})$$

$$C = PR_{soja} - PR_{competidor}$$

A interpretação conjunta desses valores indica com segurança, a competitividade das espécies envolvidas. A cultura da soja é mais competitiva que o competidor quando  $CR > 1$ ,  $K_{soja} > K_{competidor}$  e  $C > 0$  (HOFFMAN; BUHLER, 2002). Já, o competidor é mais competitivo que a soja quando  $CR < 1$ ,  $K_{soja} < K_{competidor}$  e  $C < 0$ .

Para analisar estatisticamente a produtividade relativa, primeiramente foi calculada a diferença para os valores de PR (DPR) obtidos na proporção de 50% de plantas, em relação aos valores pertencentes às retas hipotéticas obtidas nas respectivas proporções (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c; PASSINI;

CHRISTOFFOLETI; YADA, 2003). Em seguida, foi utilizado o teste t ( $p \leq 0,05$ ) para avaliar as diferenças nos índices DPR, PRT, CR, K e C (ROUSH et al., 1989; HOFFMAN; BUHLER, 2002). As hipóteses de nulidade para testar as diferenças de DPR e C são de que as médias são iguais a zero ( $H_0=0$ ); para PRT e CR, que as médias são iguais a um ( $H_0=1$ ); para o índice K, que as médias das diferenças entre Ksoja e Kcompetidor são iguais a zero [ $H_0=(Ksoja-Kcompetidor)=0$ ]. O critério para considerar a existência de diferenças em competitividade, para os índices CR, K e C, foi de que, no mínimo em dois índices, ocorressem diferenças pelo teste t (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c).

Os resultados obtidos para EST, AF e MS das plantas, expressos em valores médios por planta, foram submetidos à análise de variância. Quando o teste F indicou significância ( $p \leq 0,05$ ), as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Os parâmetros fotossintéticos foram analisados quando as plantas de soja estavam em estágio V6-V8; de picão-preto, entre 9-11 folhas; e, caruru, entre 11-13 folhas, em ambas as safras. Para tal, utilizou-se analisador de gases no infravermelho (IRGA), marca LI-COR, modelo LI-6400, tomando-se como critério o último trifólio desenvolvido para plantas da cultura e, a última folha completamente expandida para plantas de picão-preto e caruru. As variáveis analisadas foram fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci) e taxa de transpiração (E). Calculou-se ainda a eficiência da carboxilação (CE) e do uso da água (EUA) pela relação A/Ci e A/E, respectivamente.

Os teores de CLO e CRT totais foram determinados segundo metodologia descrita por Hiscox e Israelstam (1979), com modificações. Amostras de 0,1g foram acondicionadas em tubos de ensaio recobertos com papel alumínio em presença de 3mL de dimetilsulfoxido (DMSO). O material foi incubado a 65°C por 45 minutos em banho-maria e, posteriormente, adicionou-se 2mL de DMSO a amostra, agitando-a durante 30 segundos. Os teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), totais (Cltot) e CRT totais foram calculados pelo uso das fórmulas de Lichtenthaler (1987) a partir da absorbância da solução obtida por espectrofotometria a 645, 663 e 470 nm, sendo os resultados expressos em mg g<sup>-1</sup> de massa fresca (MF). Ainda, foi calculada a relação da Cla/Clb (A/B) através do cálculo aritmético da razão dessas variáveis.

Os danos celulares nos tecidos foram determinados em termos de teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, conforme descrito por Sergier, Alexieva e Karanov (1997) e TBARS, via

acúmulo de aldeído malônico (MDA), conforme descrito por Heath e Packer (1968). Para a realização dessas duas análises, 0,2g de folhas foram macerados com nitrogênio líquido, homogeneizados em 2mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v) e centrifugados a 13000g por 20 minutos. Para a quantificação de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, alíquotas de 0,2mL do sobrenadante foram adicionadas em 0,8mL de tampão fosfato 10mM (pH 7,0) e 1mL de iodeto de potássio 1M seguido de agitação em vortex. A solução foi mantida em repouso por 10 minutos em temperatura ambiente e após a absorbância foi lida a 390nm. A concentração de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> foi determinada através de curva padrão com concentrações conhecidas de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e expressa em mM g<sup>-1</sup> de MF.

Para a determinação de TBARS, alíquotas de 0,5mL do sobrenadante descrito anteriormente foram adicionadas a 1,5mL de ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,5% (m/v) e ácido tricloroacético 10% (m/v) e incubadas em banho-maria a 90°C por 20 minutos. A reação foi paralisada em banho de gelo por 10 minutos. Em seguida foi determinada a absorbância a 532nm, descontando-se a absorbância inespecífica a 600nm. A concentração de MDA foi calculada utilizando-se o coeficiente de absorvidade de 155mM cm<sup>-1</sup> e os resultados expressos em nM MDA g<sup>-1</sup> de MF.

Os danos celulares foram avaliados também pela permeabilidade relativa das membranas, determinada por meio do extravasamento de eletrólitos conforme descrito por Tarhanen et al. (1999). Para isso, 0,2g de amostra de folhas foram seccionadas com tesoura e lavada três vezes com água ultrapura para a retirada do conteúdo das células rompidas durante o corte e de outros eletrólitos aderidos às folhas. Após este procedimento, as mesmas foram colocadas em 50mL de água ultrapura e deixadas por 4 horas em banho-maria (25°C). Decorrido esse tempo, obteve-se a condutância inicial (Ci), utilizando-se condutivímetro (Lutron, CD-4301). Posteriormente a essa leitura, as amostras foram recolocadas em banho-maria a 90°C por 2 horas e feita a segunda leitura (Cf). A permeabilidade relativa foi calculada pela relação  $Ci/(Ci+Cf) \times 100$  e o resultado foi expresso em percentagem.

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk e à homocedasticidade pelo teste de Hartley, que indicaram não haver necessidade de transformação dos dados. Posteriormente, os dados foram submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ), sendo que, para o processamento das análises, os efeitos do fator proporção de plantas e repetição foram considerados fixos e, o efeito do fator época de condução foi considerado aleatório, utilizando-se o

procedimento MIXED do “Statistical Analysis System” (SAS INSTITUTE, 1999), conforme descrito por Piana et al. (2012). Para efeitos do modelo estatístico utilizado, as repetições tiveram por objetivo isolar o erro dentro de cada época de condução, em função das proporções de plantas, enquanto que o fator época de condução foi utilizado a fim de validar o experimento. Quando constatada significância estatística pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ), as proporções foram comparadas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ) para cada espécie competidora e analisados separadamente para os dois experimentos.

### 2.3 Resultados e Discussão

Ao analisar as combinações de plantas de soja e picão-preto (experimento I), para a variável EST, verificou-se que o desvio observado da reta da PR foi representado por linha próxima à reta hipotética para a cultura na primeira estação de cultivo (2014/15) e linha convexa na segunda estação (2015/16); enquanto, para picão-preto os desvios observados das retas da PR são representados por linhas côncavas nas duas estações de cultivo (Figura 1). Estes resultados evidenciam que, para a soja ( $C_3$ ), em geral, a presença do competidor  $C_3$  não representou perdas, indicando que a planta daninha foi menos competitiva. Estes resultados corroboram com os observados para EST da soja competindo com leiteira em que, os desvios observados na PR foram representados por linhas próximas à reta hipotética para a cultura e côncava para a planta daninha ( $C_3$ ) (ULGUIM et al., 2016).

No experimento II, ao analisar as combinações de plantas de soja e caruru, para a variável EST, constatou-se que o desvio observado da reta da PR foi representado por linhas côncavas para a cultura e convexas para caruru, em ambas as estações de cultivo, indicando que a cultura ( $C_3$ ) sofreu redução na EST quando em competição com a planta daninha  $C_4$  (Figura 1). Valores próximos a linha hipotética para PR da soja competindo com capim pé-de-galinha (*Eleusine indica* L. Gaertn. -  $C_4$ ), foram observados por Wandscheer et al. (2013b), evidenciando ausência de interferência de uma planta sobre a outra.

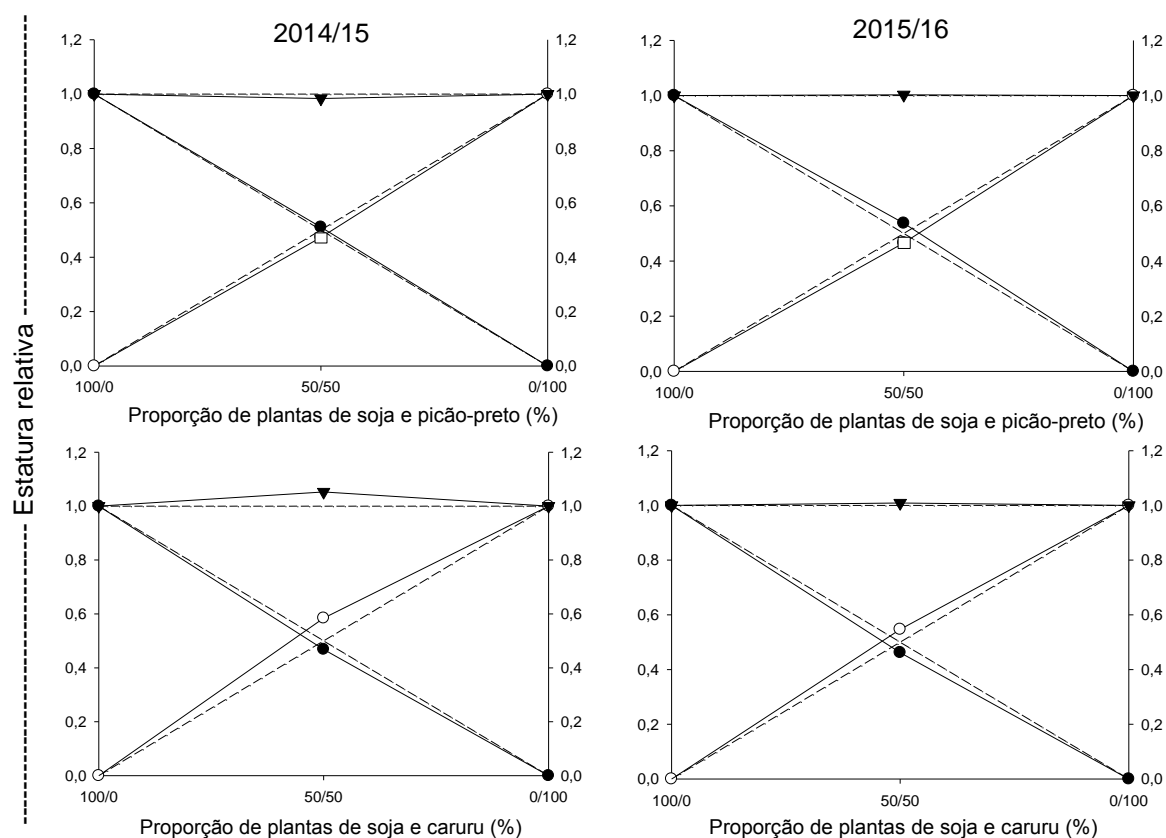


Figura 1 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (□) PR do picão-preto; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Em geral para EST observou-se que, o caruru ( $C_4$ ) foi mais competitivo que a soja ( $C_3$ ) e, a cultura possui maior habilidade competitiva que a planta daninha  $C_3$  (picão-preto) quando em convivência (Figura 1). Trabalho avaliando a habilidade competitiva de milho (*Zea mays* L.) em convivência com capim pé-de-galinha demonstrou que, para a EST, a planta daninha  $C_4$  foi a que mostrou melhores resultados competitivos (WANDSCHEER et al., 2013b), corroborando os resultados observados neste estudo.

Para as variáveis AF e MS de soja em convivência com picão-preto avaliadas no experimento I, a PR da cultura caracterizou-se por linhas convexas na primeira estação de cultivo (2014/15) e por linhas côncavas na segunda estação (2015/16); no entanto, para picão-preto, em ambos os anos de condução do estudo, a planta daninha caracterizou-se por linhas côncavas (Figura 2 e 3). A presença de linhas côncavas para a cultura e planta daninha indica que, possivelmente ocorreu



antagonismo entre as espécies  $C_3$  em associação, havendo competição pelos recursos do meio e prejuízo mútuo no crescimento das plantas.

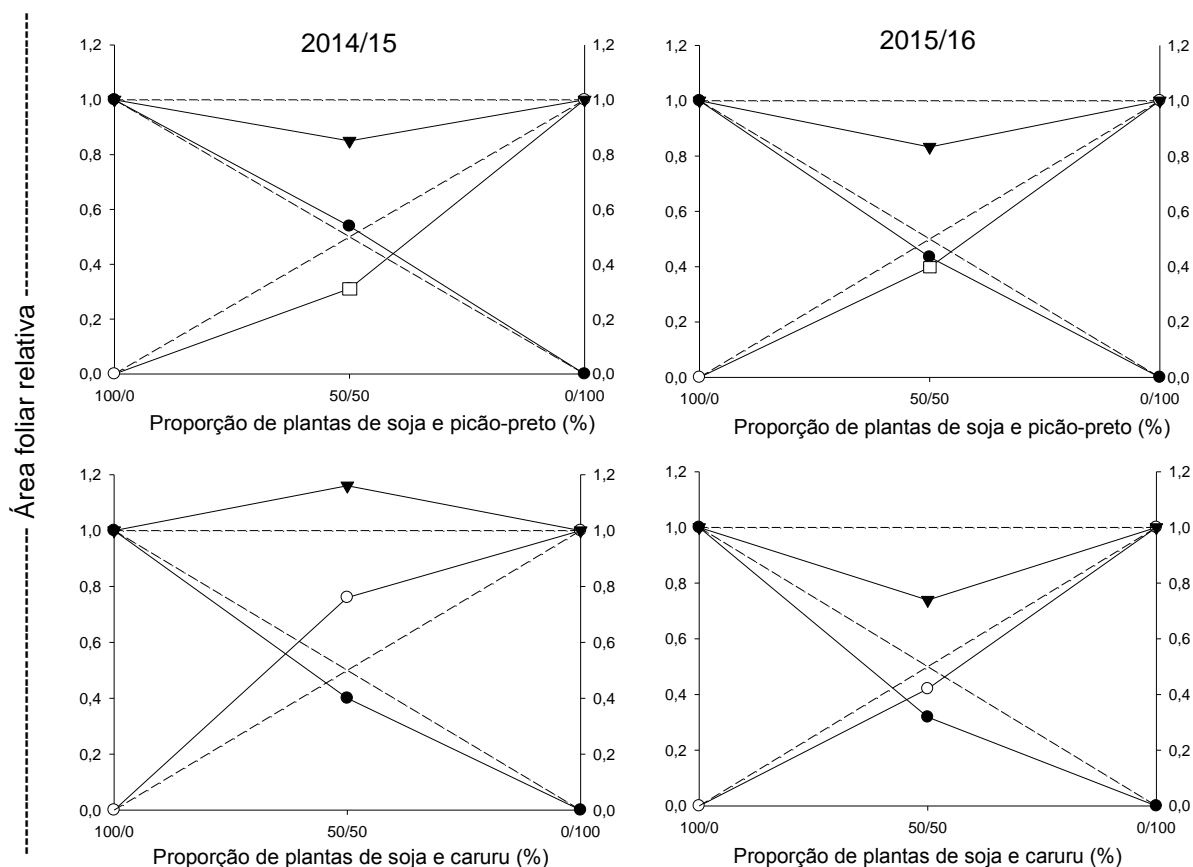


Figura 2 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (□) PR do picão-preto; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

O comportamento da cultura em relação à presença do picão-preto no experimento I não sofreu interferência na primeira estação de cultivo, sendo que, nesta situação a cultura sobrepujou a planta daninha. Contudo, no segundo ano de cultivo (2015/16), a exceção da EST, observou-se redução da AF e MS da soja e da planta daninha (Figura 1, 2 e 3). Dessa forma, a convivência de picão-preto em igual proporção com a cultura prejudicou o desenvolvimento da planta daninha com rota fotossintética  $C_3$ , caracterizado pelos valores abaixo do esperado na análise gráfica das combinações.

Estudos avaliando o efeito de azevém sobre cevada (*Secale cereale* L.) e, picão-preto e/ou leiteira sobre soja constataram a ocorrência de linhas côncavas para as culturas ( $C_3$ ) e competidores ( $C_3$ ), para as variáveis AF e MS (GALON et al., 2011; FORTE et al., 2017), o que corrobora ao observado na segunda estação de cultivo, em que as espécies estudadas apresentam habilidade competitiva similares. De modo semelhante, as PR's de soja em competição com buva para as variáveis EST, AF e MS, foram representadas por linhas côncavas, indicando perdas da cultura pela competição com a planta daninha  $C_3$  (SILVA et al., 2014).

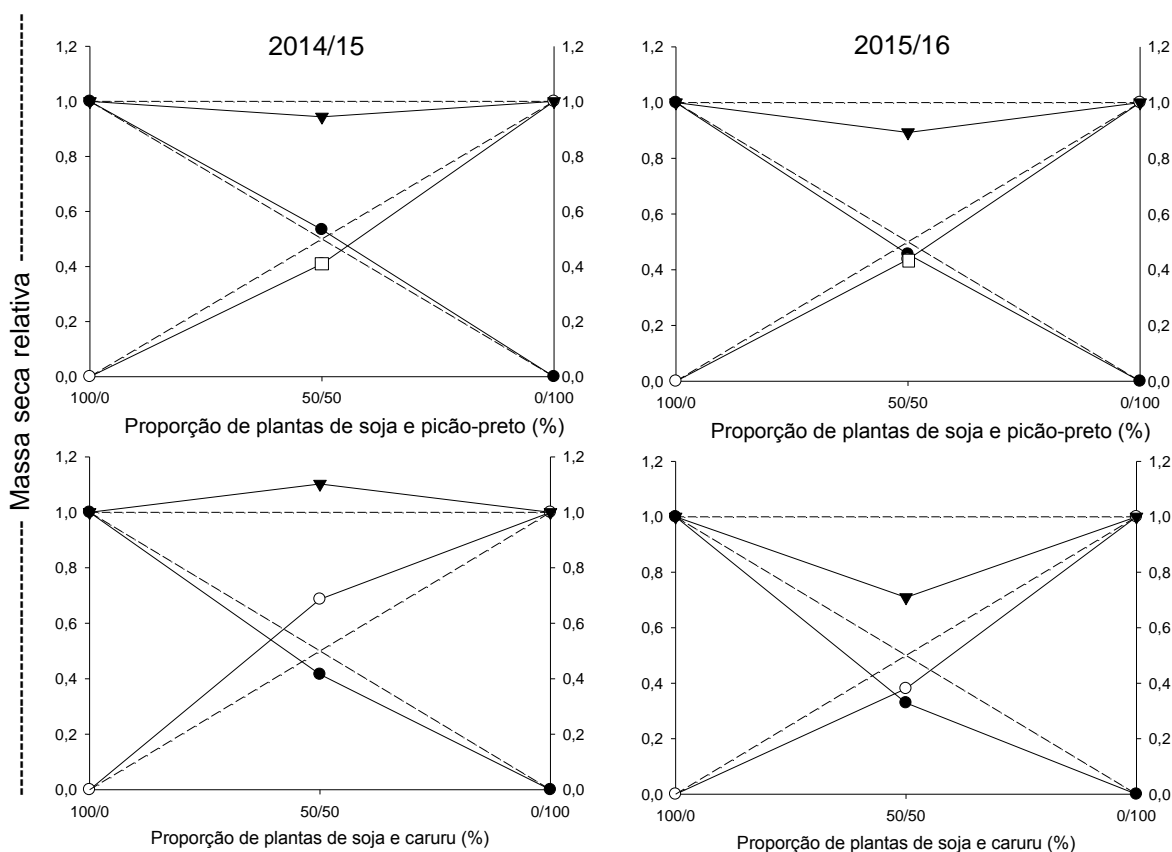


Figura 3 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja, picão-preto (experimento I) ou caruru (experimento II), em função da proporção entre as espécies na população e conduzido em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (□) PR do picão-preto; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

No experimento II observou-se que, a convivência da soja em igual proporção com o caruru apresentou redução no desenvolvimento da cultura em ambas as estações de cultivo (Figura 1, 2 e 3). Este resultado é diferente do observado em

estudo com soja em convivência com capim pé-de-galinha, em que a cultura tem habilidade competitiva superior (FRANCO et al., 2017). O comportamento do caruru em relação à presença da soja não sofreu interferência na primeira estação de cultivo, sendo que, nesta situação a planta daninha superou a cultura. Contudo, no segundo ano de cultivo, a exceção da EST, observou-se redução da AF e MS da planta daninha em mistura com a soja (Figura 2 e 3). Plantas de milhã (*Digitaria ciliares* Retz.) convivendo com arroz (*Oryza sativa* L.) ou soja apresentaram PR's menores do que os valores da reta hipotética, confirmando o prejuízo à planta daninha provocada pela competição, bem como sua baixa habilidade competitiva (AGOSTINETTO et al., 2013).

No experimento II analisando-se a soja (C<sub>3</sub>) em mistura com caruru (C<sub>4</sub>), observou-se que, a PR da cultura caracterizou-se por linhas côncavas em ambas as safras para AF e MS, enquanto para caruru a PR caracterizou-se por linhas convexas e côncavas na primeira e segunda estações de cultivo, respectivamente (Figura 2 e 3). Em trabalho avaliando a habilidade competitiva entre milhã (C<sub>4</sub>) e arroz irrigado ou soja (C<sub>3</sub>) observou-se que ocorreu competição pelos mesmos recursos do ambiente (AGOSTINETTO et al., 2013).

As diferenças relativas entre as retas observadas (DPR) e as esperadas de soja competindo com picão-preto, para o experimento I, apresentaram diferenças significativas, para as variáveis AF e MS da cultura competindo com a planta daninha em ambas as estações de cultivo, e também, para a variável estatura no segundo ano de condução do experimento (Tabela 1). Para a DPR do picão-preto competindo com a cultura da soja verificou-se, em ambos os anos, diferenças para as variáveis EST, AF e MS. Resultado similar foi observado em azevém (C<sub>3</sub>) competindo com soja, em que o competidor apresentou DPR's significativas para AF e MS (OLIVEIRA et al., 2014). A soja em competição com buva (C<sub>3</sub>), em geral, apresentou DPR's significativas para EST, AF e MS, caracterizando valores inferiores àqueles esperados (SILVA et al., 2014).

Para a PRT no experimento I, observou-se diferença na variável MS para ambas as estações de cultivo e, para a variável AF na estação 2015/2016, indicando valores menores que um (Tabela 1). A linha côncava da PRT representa que ocorreu prejuízo mútuo ao crescimento, significando que a competição se estabeleceu entre as duas espécies pelos recursos do meio (COUSENS, 1991). Contudo observou-se que, para o experimento I, não houve prejuízo mútuo ao

crescimento das espécies no primeiro ano de condução do estudo, pois a PR da soja foi representada por linhas convexas, enquanto o picão-preto por linhas côncavas (Figura 1).

Dessa forma, pode-se inferir que, a redução na PRT decorreu principalmente da menor contribuição da planta daninha ( $C_3$ ), ocasionada pela maior competitividade da soja e não propriamente pela ocorrência de prejuízo mútuo entre as espécies (AGOSTINETTO et al., 2013). Já, para o segundo ano de condução deste estudo, a PR para AF e MS foi representada por linhas côncavas para soja e picão-preto, indicando redução do crescimento possivelmente decorrente da convivência entre plantas (Figura 1). Resultados similares foram encontrados analisando-se a habilidade competitiva de cultivares de soja convivendo com picão-preto e leiteira (FORTE et al., 2017).

Tabela 1 - Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de picão-preto ou caruru, em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeL, Capão do Leão/RS, 2016.

	2014/15		
	Estatura (EST)	Área foliar (AF)	Massa seca (MS)
DPR <sub>soja</sub>	0,01 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,04 ( $\pm 0,00$ )*	0,03 ( $\pm 0,01$ )*
DPR <sub>picão</sub>	-0,03 ( $\pm 0,00$ )*	-0,19 ( $\pm 0,01$ )*	-0,09 ( $\pm 0,01$ )*
PRT	0,98 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,85 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,94 ( $\pm 0,02$ )*
DPR <sub>soja</sub>	-0,03 ( $\pm 0,00$ )*	-0,10 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	-0,08 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,08 ( $\pm 0,02$ )*	0,26 ( $\pm 0,05$ )*	0,19 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>
PRT	1,05 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	1,16 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	1,10 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>
	2015/16		
DPR <sub>soja</sub>	0,04 ( $\pm 0,01$ )*	-0,07 ( $\pm 0,00$ )*	-0,04 ( $\pm 0,01$ )*
DPR <sub>picão</sub>	-0,03 ( $\pm 0,00$ )*	-0,10 ( $\pm 0,03$ )*	-0,06 ( $\pm 0,01$ )*
PRT	1,00 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,83 ( $\pm 0,03$ )*	0,89 ( $\pm 0,01$ )*
DPR <sub>soja</sub>	-0,04 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,18 ( $\pm 0,01$ )*	-0,17 ( $\pm 0,02$ )*
DPR <sub>caruru</sub>	0,05 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	-0,08 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	-0,12 ( $\pm 0,01$ )*
PRT	1,01 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	0,74 ( $\pm 0,03$ )*	0,71 ( $\pm 0,02$ )*

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo, em relação a reta hipotética, pelo teste "t" ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Analisando-se a soja competindo com caruru no experimento II, verificou-se que as diferenças relativas entre as retas observadas (DPR) e as esperadas apresentaram diferenças significativas para a variável EST da cultura competindo com a planta daninha na primeira estação de cultivo, e também, para as variáveis

AF e MS no segundo ano de condução do experimento (Tabela 1). Para a DPR do caruru competindo com a cultura da soja, verificou-se no primeiro ano diferenças para as variáveis EST e AF, e para o segundo ano somente para a MS.

Para a PRT no experimento II, observou-se diferença somente nas variáveis AF e MS na segunda estação de cultivo para soja e caruru, indicando valores menores que um (Tabela 1). Dessa forma, pode-se observar que, a competição entre plantas  $C_3$  e  $C_4$  prejudicou o crescimento de ambas as espécies, denotando concorrência pelos mesmos recursos do meio. Esse resultado confirma os encontrados em trabalhos avaliando a habilidade competitiva de soja competindo com papuã (*Uroclhoa plantaginea* L. -  $C_4$ ), minhã ( $C_4$ ) e buva ( $C_3$ ) (AGOSTINETTO et al., 2009; AGOSTINETTO et al., 2013; SILVA et al., 2014).

A fim de confirmar a maior habilidade competitiva de uma espécie em relação a outra, é necessário analisar os índices CR, K e C, cuja interpretação conjunta desses valores indica com maior segurança a competitividade das espécies envolvidas (COUSENS, 1991). Assume-se que um biótipo é mais competitivo que outro quando  $CR > 1$ ,  $K_x > K_y$  e  $C > 0$  (HOFFMAN; BUHLER, 2002) e, como critério para comprovar superioridade competitiva, a ocorrência de diferenças significativas em pelo menos dois índices (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c).

Os resultados observados para o experimento I, para as variáveis EST, AF e MS, no primeiro ano de condução, permitem inferir que, a cultura da soja apresentou-se mais competitiva que o picão-preto, assim como para EST no segundo ano de condução (Tabela 2). Para o experimento II, no primeiro ano de condução, observou-se que para EST e AF o caruru mostrou-se mais competitivo que a soja, assim como para a EST na segunda estação de cultivo. Estes resultados possibilitam afirmar que, quando a competição ocorre entre plantas com mesma rota fotossintética, a cultura da soja ( $C_3$ ) apresenta maior habilidade competitiva, como a observada quando em competição com picão-preto ( $C_3$ ); enquanto que, quando se têm plantas com vias fotossintéticas diferentes convivendo, o caruru ( $C_4$ ) mostrou-se mais competitivo, sobrepujando a cultura ( $C_3$ ).

Resultados semelhantes foram observados para soja que apresentou maior competitividade em relação ao picão-preto ( $C_3$ ) e/ou a leiteira ( $C_3$ ), sendo que, a leiteira apresentou maior competitividade que o picão-preto ao ocasionar menor produção de AF e MS das cultivares de soja (FORTE et al., 2017). A cultura da soja também apresentou habilidade competitiva superior quando em convivência com

leiteira (C<sub>3</sub>) (ULGUIM et al., 2016) ou capim pé-de-galinha (C<sub>4</sub>) (FRANCO et al., 2017). Entretanto, há casos em que a planta daninha é mais competitiva que a cultura, como observado para buva (C<sub>3</sub>) competindo com soja (SILVA et al., 2014) e nabo (*Raphanus raphanistrum* L.) competindo com trigo (*Triticum aestivum* L.), ambas com rota C<sub>3</sub> (COSTA; RIZZARDI, 2015).

Tabela 2 - Índices de competitividade entre soja e picão-preto ou caruru expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Variável	2014/15			
	CR	K <sub>soja</sub>	K <sub>picão</sub>	C
Estatura (EST)	1,08 (±0,02)*	1,04 (±0,04)*	0,90 (±0,02)	0,04 (±0,01)*
Área foliar (AF)	1,74 (±0,04)*	1,17 (±0,02)*	0,45 (±0,01)	-0,23 (±0,01)*
Massa seca (MS)	1,30 (±0,01)*	1,15 (±0,04)*	0,69 (±0,02)	0,12 (±0,01)*
Variável	2015/16			
	CR	K <sub>soja</sub>	K <sub>caruru</sub>	C
Estatura (EST)	0,80 (±0,02)*	0,88 (±0,01)*	1,42 (±0,10)	-0,12 (±0,02)*
Área foliar (AF)	0,54 (±0,07)*	0,68 (±0,10)*	3,59 (±0,70)	-0,36 (±0,07)*
Massa seca (MS)	0,63 (±0,10)*	0,73 (±0,11) <sup>ns</sup>	2,57 (±0,69)	-0,27 (±0,09) <sup>ns</sup>
Variável	2015/16			
	CR	K <sub>soja</sub>	K <sub>picão</sub>	C
Estatura (EST)	1,15 (±0,02)*	1,16 (±0,05)*	0,87 (±0,01)	0,07 (±0,01)*
Área foliar (AF)	1,11 (±0,08) <sup>ns</sup>	0,77 (±0,00) <sup>ns</sup>	0,67 (±0,07)	0,04 (±0,03) <sup>ns</sup>
Massa seca (MS)	1,05 (±0,05) <sup>ns</sup>	0,84 (±0,03) <sup>ns</sup>	0,78 (±0,04)	0,02 (±0,02) <sup>ns</sup>
Variável	2015/16			
	CR	K <sub>soja</sub>	K <sub>caruru</sub>	C
Estatura (EST)	0,85 (±0,03)*	0,86 (±0,06)*	1,23 (±0,12)	-0,08 (±0,02)*
Área foliar (AF)	0,77 (±0,06)*	0,47 (±0,02) <sup>ns</sup>	0,74 (±0,10)	-0,10 (±0,03) <sup>ns</sup>
Massa seca (MS)	0,87 (±0,07) <sup>ns</sup>	0,50 (±0,05) <sup>ns</sup>	0,62 (±0,03)	-0,05 (±0,03) <sup>ns</sup>

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam os erros padrões das médias.

A maior habilidade competitiva da cultura em relação a planta daninha observada em experimentos conduzidos em série de substituição pode ser decorrente de que o prejuízo provocado pelas plantas daninhas não se deve somente a habilidade competitiva individual, mas também ao seu nível de infestação (VILÀ; WILLIAMSON; LONSDALE, 2004) e espécie de planta envolvida na competição. Desse modo, em áreas de produção a população da cultura é mantida constante enquanto que a população das plantas daninhas varia de acordo com o

banco de sementes do solo e condições ambientais que influenciam na infestação (AGOSTINETTO et al., 2008; AGOSTINETTO et al., 2013; GALON et al., 2011).

A maneira pela qual as plantas com diferentes vias fotossintéticas podem responder as mudanças ambientais é particularmente importante na interação cultura/planta daninha em sistemas agrícolas. A maioria das espécies de plantas daninhas que causam perdas na produtividade de culturas são plantas  $C_4$ , enquanto a maioria das culturas com relevâncias são  $C_3$  (VALERIO et al., 2011). Entre as 18 plantas daninhas mais problemáticas no mundo 14 são  $C_4$ , enquanto que das 86 espécies de plantas que fornecem mais alimentos no mundo apenas quatro são  $C_4$  (PATTERSON, 1995). Neste contexto, deve-se observar que a interação entre culturas e plantas daninhas varia por região geográfica e dentro da região, dependendo da temperatura, precipitação, entre outros (ZISKA, 2012).

No presente estudo, observou-se diferença da cultura da soja quando em convivência com picão-preto ou monocultivo somente no segundo ano de condução, verificando-se redução dos valores absolutos de AF para soja em competição; para picão-preto a condição de mistura com a cultura (50:50) também proporcionou redução das variáveis de crescimento em relação ao monocultivo (0:100) (Tabela 3). Neste caso, os resultados indicam que, para ambas espécies em convivência a competição interespecífica foi preponderante, sendo que, a convivência com picão-preto influenciou em menor grau a cultura da soja, contudo pode ocorrer dano para a planta daninha  $C_3$ . Este resultado é diferente do observado em estudo com leiteira em convivência com soja, em que ambas produziram biomassa acima do esperado, indicando produção maior na mistura do que nos respectivos monocultivos (RIZZARDI et al., 2004). Em trabalho realizado por Silva et al. (2014), a competição intraespecífica foi mais importante para buva quando convivendo com soja.

Em competição interespecífica, geralmente as espécies separam a ocupação do nicho no espaço e/ou no tempo. Quanto maior for a população de plantas da comunidade infestante, maior será a quantidade de indivíduos a disputar os recursos do meio e mais intensa será a competição exercida na cultura. Além disso, espécies que sejam morfológica e/ou fisiologicamente próximas costumam apresentar exigências semelhantes em relação aos recursos, tornando mais intensa a competição (SILVA; DURIGAN, 2006).

Para o experimento II, a cultura da soja demonstrou redução da AF e MS quando na presença de caruru (50:50) somente no segundo ano de condução do

experimento, indicando que a competição interespecífica foi prejudicial a cultura (Tabela 3). A planta daninha apresentou redução da EST, AF e MS quando em monocultivo no primeiro ano de condução do experimento, enquanto que para a segunda estação de cultivo observou-se redução da MS do caruru em convivência com soja. Dessa forma, observa-se que, para a planta daninha a competição intraespecífica acarretou maior prejuízo que a interespecífica, devido a proximidade fenotípica das plantas, a competição ocorreu pelo mesmo nicho.

Tabela 3 - Resposta da cultura da soja à interferência de picão-preto ou caruru avaliada em duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16). FAEM/UFPeL, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção plantas	2014/15			2015/16		
	Estatura (cm)	Área foliar (cm <sup>2</sup> planta <sup>-1</sup> )	Massa seca (g planta <sup>-1</sup> )	Estatura (cm)	Área foliar (cm <sup>2</sup> planta <sup>-1</sup> )	Massa seca (g planta <sup>-1</sup> )
Experimento I (soja:picão-preto)						
100% Soja	27,09 <sup>NS</sup>	380,10 <sup>NS</sup>	2,42 <sup>NS</sup>	28,08 <sup>NS</sup>	239,68 a <sup>1</sup>	2,03 <sup>NS</sup>
50% Soja	27,66	409,86	2,59	30,20	208,32 b	1,85
C.V. (%)	4,45	5,63	3,80	5,87	2,40	5,68
100% Picão	44,23 <sup>NS</sup>	207,59 a	1,10 <sup>NS</sup>	37,83 a	196,65 a	1,63 a
50% Picão	41,86	129,11 b	0,90	35,24 b	156,61 b	1,42 b
C.V. (%)	4,55	3,05	11,40	3,50	12,14	5,33
Experimento II (soja:caruru)						
100% Soja	27,70 <sup>NS</sup>	310,07 <sup>NS</sup>	1,72 <sup>NS</sup>	27,11 <sup>NS</sup>	359,42 a	2,36 a
50% Soja	25,93	248,08	1,43	25,04	229,22 b	1,55 b
C.V. (%)	4,45	15,94	15,17	8,98	6,34	9,44
100% Caruru	21,55 b	189,51 b	1,86 b	26,21 <sup>NS</sup>	379,87 <sup>NS</sup>	2,92 a
50% Caruru	25,19 a	288,20 a	2,56 a	28,66	319,36	2,22 b
C.V. (%)	5,09	15,48	17,06	9,07	12,71	4,29

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada variável, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

As características de crescimento das plantas podem relacionar-se com a habilidade competitiva, pela capacidade de proporcionar a captura dos recursos do meio mais rapidamente. Na cultura da soja, algumas das características importantes e que conferem maior habilidade competitiva são estatura e área foliar (BIANCHI; FLECK; FEDERIZZI, 2006b; FLECK et al., 2007), pois plantas de maior porte tendem a dominar o dossel e otimizar o uso da radiação fotossinteticamente ativa (ULGUIM et al., 2017).

Para os parâmetros fotossintéticos da cultura da soja a análise da variância evidenciou significância estatística para A, Gs, Ci, E, CE e EUA, em ambos os experimentos (I e II) analisados. Já, para as variáveis metabólicas verificou-se



significância estatística para teor de Cla, Clb, Cltot, relação A/B, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS no experimento I e, Clb, Cltot, A/B e TBARS no experimento II.

Para picão-preto observou-se significância estatística para Gs, Ci, E, CE, Clb, A/B, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS no experimento I; enquanto que, para caruru somente as variáveis A, Gs, Ci, CE e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> apresentaram significância estatística no experimento II. Para as variáveis teor de carotenoides totais (CRT) e extravasamento celular (%) não se observou significância estatística pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ) para as espécies, em ambos os experimentos.

A análise dos parâmetros fotossintéticos evidenciou maiores valores para A, Gs, Ci e E na soja quando em monocultivo (100:0) em ambos os experimentos (I e II); enquanto que, as médias para CE e EUA foram superiores quando em mistura (50:50) (Tabela 4). O aumento da Gs promoveu incremento de A, indicando que estas variáveis são interligadas, assim como maiores valores de Gs e E indicam maior perda de água pela transpiração devido à abertura estomática. Ainda, estima-se que existe relação direta entre A e E, sendo que, o aumento da competição entre plantas pode ter influência sobre a disponibilidade de água, promovendo fechamento dos estômatos, redução da Gs e E, resultando em menor A (GALON et al., 2013).

Os resultados deste trabalho sugerem que a competição interespecífica afetou negativamente a cultura, interferindo nas trocas gasosas e na conversão do CO<sub>2</sub> em assimilados fotossintéticos. Resultado similar foi observado em trabalho estudando a habilidade competitiva de soja em convivência com leiteira (ULGUIM et al., 2017). Na cultura do arroz competindo com arroz-vermelho (*Oryza* spp.) constatou-se maior A, Gs e EUA para o monocultivo da cultura sob diferentes doses de adubações nitrogenadas (NOHATTO, 2014), caracterizando a competição interespecífica como mais prejudicial à cultura. De forma semelhante, verificou-se que a E em plantas de milho em competição com picão-preto foi reduzida em comparação com a cultura em monocultivo (LEMOS et al., 2012).

Para picão-preto verificou-se médias superiores para Gs e CE quando em monocultura e, maiores valores para Ci e E quando em convivência com a soja no experimento I (Tabela 4). No experimento II, caruru apresentou valores maiores quando em mistura com a soja para as variáveis A, Gs e CE, enquanto que, o Ci em monocultivo apresentou média 13% superior à mistura com a cultura. Dessa forma os resultados demonstram, em geral, efeito positivo da competição nos parâmetros fotossintéticos do caruru (C<sub>4</sub>), não influenciando o picão-preto (C<sub>3</sub>).

Tabela 4 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção plantas	A	Gs	Ci	E	CE	EUA
Experimento I (soja:picão-preto)						
100% Soja	17,53 a <sup>1</sup>	0,80 a	267,88 a	6,05 a	0,060 b	2,63 b
50% Soja	15,94 b	0,61 b	171,28 b	4,14 b	0,102 a	4,27 a
C.V. (%)	2,55	8,82	2,77	7,20	2,61	10,03
100% Picão	13,97 <sup>NS</sup>	0,97 a	147,54 b	8,24 b	0,095 a	1,69 <sup>NS</sup>
50% Picão	14,40	0,73 b	207,59 a	9,63 a	0,069 b	1,50
C.V. (%)	6,24	14,26	5,17	4,03	7,25	7,12
Experimento II (soja:caruru)						
100% Soja	14,52 a	0,67 a	266,87 a	6,01 a	0,054 b	2,43 b
50% Soja	12,96 b	0,42 b	128,48 b	3,37 b	0,101 a	4,06 a
C.V. (%)	4,52	9,51	4,34	13,97	7,19	16,72
100% Caruru	16,16 b	0,19 b	149,70 a	3,84 <sup>NS</sup>	0,108 b	4,33 <sup>NS</sup>
50% Caruru	17,59 a	0,24 a	129,56 b	4,49	0,136 a	3,91
C.V. (%)	4,72	10,50	4,59	14,64	5,27	13,15

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada variável, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). Médias de duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16).

A Gs é dependente de uma série de fatores, como o número e tamanho dos estômatos, além de características dependentes de fatores endógenos e ambientais (BRODRIBB; HOLBROOK, 2003). A variação na Gs em função do aumento da população de plantas em competição pode afetar diretamente o suprimento de água, como foi verificado em trabalho com braquiária (*Brachiaria brizantha* Hochst.) competindo com cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.) em que, o aumento da população da planta daninha C<sub>4</sub> promoveu maior extração de água disponível no solo, induzindo as plantas ao fechamento dos estômatos (GALON et al., 2011).

A EUA é diretamente relacionada com a dinâmica de abertura e fechamento dos estômatos, pois quando as plantas absorvem CO<sub>2</sub>, a água é perdida por transpiração com intensidade variável dependendo do gradiente de potencial entre a câmara subestomática na folha e a atmosfera (CONCENÇO et al., 2009). A vantagem ecológica que as plantas obtêm ao regular a transpiração é manter relação linear com a EUA, otimizando as trocas gasosas (TORRES; SCHIAVINATO, 2008). Assim, a EUA é característica que pode ser intrínseca da espécie e pode minimizar as perdas competitivas por água em situação de competição, sendo que

espécies com mecanismo fotossintético  $C_4$ , como o caruru, geralmente apresentam alta EUA (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009).

Neste estudo observou-se que, a competição interespecífica de picão-preto e/ou caruru afetou negativamente os parâmetros fotossintéticos da cultura, enquanto que, para caruru quando em convivência com a soja observou-se efeito positivo nos mesmos parâmetros (Tabela 4). Resultado diferente deste foi observado em trabalho avaliando leiteira e soja em competição (ULGUIM et al., 2017).

Plantas com mecanismo fotossintético  $C_4$  poderiam apresentar vantagem fotossintética em relação à  $C_3$ , pois a diminuição das concentrações de  $CO_2$  no dossel das plantas em competição favoreceria a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP) (TAIZ et al., 2017). Esta enzima atua eficientemente e especificamente como carboxilase com cerca de 100 vezes maior eficiência que a enzima rubisco (ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase), o que favorece a manutenção do potencial fotossintético das plantas  $C_4$  (SILVA et al., 2007). Cabe ressaltar que o crescimento e desenvolvimento, assim como o estágio fenológico das plantas, podem influenciar na fotossíntese, causando incrementos na atividade fotossintética e alterando a resposta da fotossíntese à variação dos fatores ambientais (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004).

Em relação ao teor de pigmentos fotossintéticos analisados no experimento I, observou-se para a cultura da soja maiores valores de Cla, Clb e Cltot quando em mistura com picão-preto, enquanto que, A/B apresentou redução de mais de 25% quando em convivência com a planta daninha (Tabela 5). Para picão-preto quando em mistura com a soja, observou-se aumento de aproximadamente 35% no teor de Clb e, redução na mesma proporção para a relação A/B. Dessa forma, pode-se inferir que, a competição com picão-preto não interferiu no conteúdo de clorofilas e carotenoides nas plantas de soja.

As moléculas de clorofilas a são os principais pigmentos responsáveis pela captura de luz para as reações fotoquímicas na fotossíntese, presentes nos centros de reação dos fotossistemas. Assim, o declínio desses compostos pode comprometer a atividade fotossintética, prejudicando o desenvolvimento das plantas (RAMESH et al., 2002). Em soja convivendo com população mista de plantas daninhas verificou-se redução no teor de clorofila foliar (SABERALIA, MOHAMMADI; 2015). Segundo Rubin (2012) a cultura do arroz competindo com arroz-vermelho apresentou incremento nos teores de Cla, Clb, Cltot e CRT. Em trabalho analisando

a competição entre soja e leiteira observou-se que, a competição com a planta daninha não interferiu no conteúdo de CLO e CRT da cultura (ULGUIM et al., 2017).

Tabela 5 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), total (Cltot), relação da clorofila *a* e *b* (A/B) e carotenoides totais (CRT) extraídos de folhas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção plantas	Cla (mg g <sup>-1</sup> )	Clb (mg g <sup>-1</sup> )	Cltot (mg g <sup>-1</sup> )	A/B (mg g <sup>-1</sup> )	CRT (mg g <sup>-1</sup> )
	Experimento I (soja:picão-preto)				
100% Soja	2,43 b <sup>1</sup>	0,84 b	3,27 b	2,93 a	0,70 <sup>NS</sup>
50% Soja	2,87 a	1,35 a	4,22 a	2,12 b	0,75
C.V. (%)	8,03	9,18	6,51	11,54	10,06
100% Picão	2,68 <sup>NS</sup>	0,94 b	3,62 <sup>NS</sup>	2,85 a	0,68 <sup>NS</sup>
50% Picão	2,64	1,43 a	4,02	1,85 b	0,70
C.V. (%)	6,35	13,23	8,40	20,00	11,52
Experimento II (soja:caruru)					
100% Soja	2,92 <sup>NS</sup>	1,36 a	4,28 a	2,15 b	0,76 <sup>NS</sup>
50% Soja	2,63	0,79 b	3,42 b	3,33 a	0,67
C.V. (%)	6,87	18,87	6,86	20,50	6,46
100% Caruru	1,17 <sup>NS</sup>	0,26 <sup>NS</sup>	1,43 <sup>NS</sup>	4,50 <sup>NS</sup>	0,35 <sup>NS</sup>
50% Caruru	1,07	0,25	1,32	4,28	0,34
C.V. (%)	12,58	11,35	10,22	14,08	11,82

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada variável, não diferem significativamente pelo teste ( $p \leq 0,05$ ). Médias de duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16).

No experimento II, a análise do teor de pigmentos fotossintéticos evidenciou maiores valores para Clb e Cltot da soja em monocultivo, contudo, para relação A/B houve redução de cerca de 35% nesta mesma situação (Tabela 5). Para caruru, não se observou diferença significativa para o teor de pigmentos fotossintéticos. Assim, a competição entre a cultura e caruru influencia negativamente no teor de pigmentos fotossintéticos da soja, não acarretando nenhum prejuízo ao caruru.

A relação entre o conteúdo de Cla e Clb, expressa a capacidade da planta em capturar luz sob condições de baixa luminosidade ou sombra (NAKAZONO et al., 2001). Dessa forma, plantas com menor relação A/B, tem melhor desempenho comparadas com maiores valores (NAKAZONO et al., 2001), conforme observado no experimento I para soja e picão-preto em mistura e/ou soja em monocultivo no experimento II (Tabela 5).

O conteúdo de CRT totais não apresentou diferença estatística em nenhuma situação estudada nos experimentos I e II (Tabela 5). A competição de arroz com

arroz-vermelho caracterizou baixo potencial de interferência no conteúdo de CRT das espécies, refletindo em menor efeito negativo no conteúdo de Cla e Clb (NOHATTO, 2014). A elevação dos teores de Cla e Cltot na cultura da soja, quando em igual ou menor proporção que biótipos de capim pé-de-galinha, foi acompanhada do aumento de CRT (FRANCO, 2014).

Os CRT são importantes pigmentos das plantas que absorvem energia, transferindo-a para a clorofila durante o processo de fotossíntese, sendo considerado um pigmento coletor de luz acessório (TAIZ et al., 2017). Entretanto, os CRT desempenham outras funções, tais como proteger o aparato fotossintético de espécies reativas de oxigênio (EROs), dissipando a excitação da clorofila e liberando-a na forma de calor, funcionando como agente antioxidante; e, função estrutural, exercendo papel importante para o funcionamento do fotossistema I e para a estabilidade do complexo antena (GILL; TUTEJA, 2010).

Para as variáveis que avaliam o estresse oxidativo observou-se que, no experimento I, tanto a soja como picão-preto apresentaram aumento no teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS quando em mistura (Tabela 6). Resultado similar foi observado analisando-se arroz em competição com arroz-vermelho em que, o teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> do arroz foi maior na mistura com a planta daninha (NOHATTO, 2014), indicando que a competição interespecífica foi prejudicial para a associação.

Tabela 6 - Teor de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) (mM/g), TBARS (nM MDA g<sup>-1</sup> de MF) e extravasamento celular (EC - %) extraídos de folhas de soja e picão-preto ou caruru em competição. FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção plantas	Experimento I (soja:picão-preto)			Proporção plantas	Experimento II (soja:caruru)		
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	TBARS	EC		H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	TBARS	EC
100% Soja	2,82 b <sup>1</sup>	18,14 b	33,21 <sup>NS</sup>	100% Soja	0,72 <sup>NS</sup>	18,26 b	31,98 <sup>NS</sup>
50% Soja	3,58 a	19,73 a	33,80	50% Soja	0,56	38,52 a	34,01
C.V. (%)	10,99	3,74	3,27	C.V. (%)	11,34	15,82	4,15
100% Picão	1,47 b	18,66 b	31,12 <sup>NS</sup>	100% Caruru	0,26 a	14,59 <sup>NS</sup>	34,93 <sup>NS</sup>
50% Picão	2,57 a	23,94 a	32,15	50% Caruru	0,16 b	12,11	34,82
C.V. (%)	15,98	3,64	2,66	C.V. (%)	7,93	12,89	1,60

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F (p≤0,05). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada variável, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). Médias de duas estações de cultivo (safras 2014/15 e 2015/16).

Analisando-se a cultura no experimento II, observou-se aumento de aproximadamente 50% no teor de MDA quando em mistura com caruru, enquanto

que, evidenciou-se redução de cerca de 40% no teor de peróxido de hidrogênio das plantas de caruru em convivência com a soja (Tabela 6). Isto demonstra que, a competição intraespecífica entre plantas de caruru tem menor capacidade de causar dano celular que a competição interespecífica com soja (mistura). Em trabalho realizado com a cultura da soja em convivência com leiteira não observou-se diferença estatística para o conteúdo de  $H_2O_2$  e TBARS (ULGUIM et al., 2017).

Para a variável extravasamento de eletrólitos, não se constatou efeito da competição em nenhum dos experimentos (Tabela 6). Este resultado foi similar ao observado por Nohatto (2014) sugerindo que, o dano celular em resposta ao estresse oxidativo não foi suficientemente capaz de provocar aumento na presença de íons e compostos polares no citosol, podendo estar relacionados ao incremento na eficiência do sistema antioxidante das plantas ao longo do tempo, os quais atuam para reduzir os danos celulares decorrente do estresse imposto pela competição.

Neste estudo, em geral, a competição interespecífica foi mais prejudicial para soja e picão-preto, aumentando o estresse oxidativo, reduzindo variáveis fotossintéticas e morfológicas, não interferindo no conteúdo de clorofilas e carotenoides. A competição intraespecífica foi mais pronunciada para caruru, elevando o teor de  $H_2O_2$  nas plantas, influenciando nas variáveis fotossintéticas e morfológicas, não influenciando no teor de pigmentos fotossintéticos.

## 2.4 Conclusões

Na competição entre plantas com rota fotossintética  $C_3$ , a soja apresenta-se mais competitiva que o picão-preto, enquanto que quando se tem plantas com rotas diferentes convivendo, o caruru ( $C_4$ ) mostra-se mais competitivo que a cultura ( $C_3$ ).

A competição interespecífica é mais prejudicial para soja e picão-preto, interferindo negativamente nos parâmetros fotossintéticos e aumentando o estresse oxidativo, enquanto que a competição intraespecífica é mais pronunciada para caruru, influenciando na fotossíntese e elevando o teor de  $H_2O_2$  nas plantas.

A competição não interfere no conteúdo de clorofilas e carotenoides nas plantas de soja e picão-preto. Contudo, a competição entre a cultura da soja e caruru, influencia no teor de pigmentos fotossintéticos da soja em menor grau, não acarretando nenhum prejuízo a planta daninha.

## **3 CAPÍTULO II – Resposta da cultura da soja e de plantas daninhas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> submetidas a diferentes temperaturas**

### **3.1 Introdução**

A soja (*Glycine max* L. Merr.) é uma planta anual, pertence à família Fabaceae, com rota fotossintética C<sub>3</sub>, originária do continente asiático (ZISKA, 2012). A área semeada de soja no Brasil totalizou cerca de 35 milhões de hectares na safra 2017/18, sendo responsável por aproximadamente 60% da área cultivada do País (CONAB, 2018). Vários fatores podem afetar negativamente a produtividade da soja, dentre eles a competição com plantas daninhas e condições ambientais desfavoráveis ao desenvolvimento da cultura, como temperaturas elevadas.

A presença de plantas daninhas até o início do estágio de desenvolvimento reprodutivo R<sub>5</sub> (início da granação) pode causar redução de 8 a 55% na produtividade da cultura (VAN ACKER et al., 1993a, b). Diversas espécies de plantas daninhas são comumente encontradas na soja com habilidade competitiva diferencial, contudo, espécies que sejam morfológica e/ou fisiologicamente próximas, como o picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e o caruru (*Amaranthus viridis* L.) costumam apresentar exigências semelhantes em relação aos recursos, tornando mais intensa a competição (SILVA; DURIGAN, 2006).

Estudos mostram que a temperatura média global pode aumentar de 0,3 a 4,8°C até o final do século (IPCC, 2018). Tanto o aumento da temperatura média quanto os episódios de temperaturas extremas por curtos períodos de tempo geram impactos negativos no crescimento e desenvolvimento de culturas (WHEELER et al., 2000). Contudo, pouco se sabe a respeito do efeito das alterações climáticas sobre

a produção da soja, uma vez que esse tipo de estresse não afeta somente a cultura isoladamente, mas também a interação cultura/planta daninha.

As respostas às mudanças ambientais podem variar entre as espécies cultivadas, especialmente entre plantas  $C_3$  e  $C_4$  (VÍTOLO; SOUZA; SILVEIRA, 2012). As espécies com metabolismo fotossintético  $C_4$  têm atividade fotorrespiratória muito baixa e geralmente são mais eficientes no uso da água, conferindo a essas plantas maior tolerância a temperaturas mais altas (YOSHIMURA et al., 2004; SAGE; KUBIEN, 2007; VÍTOLO; SOUZA; SILVEIRA, 2012). No entanto, espécies  $C_3$  tendem a apresentar maior plasticidade fenotípica da fotossíntese que espécies  $C_4$ , possivelmente contribuindo para o aumento da restrição na distribuição geográfica e ecológica das plantas  $C_4$  (SAGE; MCNKOWN, 2006).

O efeito da temperatura no desenvolvimento e sobrevivência das plantas depende da intensidade e duração do estresse por temperatura (VÍTOLO; SOUZA; SILVEIRA, 2012). Período prolongado, com temperatura moderadamente elevada ou exposição breve a temperatura extrema pode prejudicar gravemente a planta (GEORGIEVA, 1999; SHEN et al., 2008). Nas plantas  $C_3$ , a taxa de assimilação de  $CO_2$  é geralmente limitada pela atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (rubisco). O estresse térmico inibe a fotossíntese, principalmente por causar alterações não estomáticas, como redução da capacidade da cadeia de transporte de elétrons e da atividade da rubisco, aumentando a taxa fotorrespiratória (WAY; OREN, 2010).

Esta influência da temperatura não é fator limitante para as espécies  $C_4$ , especialmente quando os níveis intercelulares de  $CO_2$  são mantidos (CARMO-SILVA et al., 2008). O aparato fotoquímico pode apresentar maior tolerância ao aumento de temperatura, mantendo a taxa de transporte de elétrons estável e assim, alterações nos parâmetros fotossintéticos das plantas quando submetidas a altas temperaturas têm demonstrado serem bons indicadores de termotolerância (WAHID et al., 2007).

A redução das taxas de assimilação de  $CO_2$  e a manutenção das taxas de transporte de elétrons podem gerar sobrecarga de energia no aparato fotoquímico, resultando na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e subsequente estresse oxidativo nos cloroplastos (BLOKHINA et al., 2003; WAHID et al., 2007). No entanto, a acumulação de EROs e o estresse oxidativo dependem do equilíbrio entre as taxas de produção de EROs e a capacidade do sistema de defesa antioxidante (SILVA et al., 2010). Nos cloroplastos e peroxissomos a proteção oxidativa está



associada especificamente à atividade das isoformas de superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) (CAVALCANTI et al., 2004). Em geral, espécies ou genótipos reportados como tolerantes a altas temperaturas apresentaram maior resposta antioxidante quando submetidos ao estresse (SNIDER; OOSTERHUIS; KAWAKAMI, 2010).

O estresse por altas temperaturas é considerado um dos principais fatores ambientais que limitam o crescimento e a produtividade das plantas, induzindo alterações morfofisiológicas, bioquímicas e moleculares, além de respostas que influenciam processos celulares das plantas, incluindo parâmetros fotossintéticos, sendo que todos afetam a produtividade e qualidade da produção das culturas (AINSWORTH; ORT, 2010; ALBERT et al., 2011). Diante do exposto, os objetivos do presente estudo foram: comparar as respostas fisiológicas e bioquímicas da soja (via fotossintética  $C_3$ ), do picão-preto ( $C_3$ ) e do caruru ( $C_4$ ), submetidos à temperatura elevada; determinar as respostas fisiológicas e bioquímicas da soja em competição com caruru sob elevada temperatura; e, avaliar o efeito do estresse térmico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha.

## **3.2 Material e Métodos**

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e laboratórios pertencentes ao CEHERB/FAEM/UFPel. Para a realização dos estudos, a cultivar de soja utilizada foi NA 5909 RG e as sementes de caruru e picão-preto foram coletadas em área não agrícola, no município de Liberato Salzano, Rio Grande do Sul (RS). A apresentação do material e métodos específicos de cada experimento estão descritos abaixo.

### **3.2.1 Resposta das plantas a elevada temperatura**

Conduziu-se experimento no período de dezembro de 2014 a janeiro de 2015, em delineamento experimental inteiramente casualizado, com quatro repetições. Os tratamentos foram arranjos em esquema fatorial, cujo fator A foi composto por diferentes temperaturas (25 e 40°C); e, o fator B por distintas espécies de plantas

(caruru, picão-preto e soja). As unidades experimentais constituíram-se de vasos plásticos com capacidade para 0,75L e, as sementes foram semeadas com população superior a desejada, com posterior desbaste aos três dias após a emergência (DAE), mantendo-se uma planta por vaso. O tipo de solo utilizado e a correção da fertilidade são similares à metodologia descrita no Capítulo I.

As plantas foram mantidas em casa de vegetação até 30 DAE sob mesmas condições de umidade e temperatura e, posteriormente foram transferidas para pequenas casas de vegetação com temperatura controlada em que foram aplicados os tratamentos. Realizaram-se as avaliações e coleta do material vegetal em quatro épocas distintas às 24, 28, 32 e 36 horas de tratamento (HT) com as diferentes temperaturas, equivalentes às 7:00, 11:00, 15:00 e 19:00 horas (horário local), respectivamente.

Avaliaram-se parâmetros fotossintéticos quando as plantas de soja estavam em estágio vegetativo V<sub>8</sub>, caruru e picão-preto entre 10-12 folhas, coletando-se amostras foliares que foram armazenadas a -80°C até o momento da análise do teor de clorofilas, peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), peroxidação lipídica (TBARS) e extravasamento celular, conforme descrito no Capítulo I. Em adição, avaliou-se o teor de prolina (PROL), proteínas totais (PROT) e atividade das enzimas SOD, CAT e APX.

O teor de PROL foi determinado segundo metodologia descrita por Bates, Waldren e Teare (1973), com modificações. Para isso macerou-se 0,2g de tecido vegetal em nitrogênio líquido, adicionou-se 2mL de ácido sulfossalicílico 3% (m/v) e centrifugou-se a 9300g por 10 minutos a temperatura ambiente. Coletou-se 1mL do sobrenadante no qual adicionou-se 1mL de ninhidrina ácida (1,25g de ninhidrina; 30ml de ácido acético glacial; 20ml de ácido fosfórico 6M) e 1mL de ácido acético glacial. Incubou-se a 95°C por 1 hora e em seguida resfriou-se em banho de gelo por 10 minutos. Acrescentou-se 3mL de tolueno, agitou-se em vortex e coletou-se apenas a fase superior da amostra para leitura da absorbância a 520nm. Os resultados foram expressos em  $\mu\text{mol}$  de prolina  $\text{g}^{-1}$  MF, através da elaboração de curva padrão de PROL com concentrações conhecidas.

Para determinar a atividade das enzimas antioxidantes SOD, CAT e APX, primeiramente procedeu-se a extração, em que 0,2g de amostra foi macerada em almofariz de porcelana, na presença de nitrogênio líquido. Em seguida, adicionaram-se 900 $\mu\text{L}$  de tampão fosfato 200mM (pH 7,8), 18 $\mu\text{L}$  de EDTA 10mM, 180 $\mu\text{L}$  de ácido

ascórbico 200mM e 702 $\mu$ L de água ultrapura e centrifugado a 13000g, a 4°C por 20 minutos. A partir deste extrato quantificou-se a PROT das amostras pelo método de Bradford (1976), adicionando-se 60 $\mu$ L do extrato em 2mL de solução de Bradford e realizando-se a leitura da absorbância no comprimento de onda de 595nm. Elaborou-se a curva padrão com globulina e os resultados foram expressos em miligramas de proteína (mg proteína) por MF.

A atividade da SOD foi determinada segundo metodologia adaptada de Peixoto (1999), a partir de Del Longo et al. (1993) e Giannopolitis e Ries (1977). Por esse método, determinou-se a inibição da redução do NBT ( $\rho$ -nitro blue tetrazolium) pelo extrato enzimático, evitando-se assim, a formação do cromóforo. Neste ensaio, uma unidade de atividade enzimática (UA) de SOD foi considerada como a quantidade de enzima necessária para obter-se 50% de inibição da redução do NBT pela SOD contida no extrato enzimático. Para a reação, adicionaram-se em tubo de ensaio 1mL de tampão fosfato de potássio 100mM (pH 7,8), 400 $\mu$ L de metionina 70mM, 20 $\mu$ L de EDTA 10 $\mu$ M, 390 $\mu$ L de água ultrapura, 150 $\mu$ L de NBT 1mM, 20 $\mu$ L de riboflavina 0,2mM e 20 $\mu$ L de extrato. Em seguida os tubos foram levados para câmara iluminada por lâmpada fluorescente de 15 Watts, por período de 10 minutos, sendo então realizada a leitura da absorbância a 560nm. Para o cálculo, o branco da reação foi considerado como sendo tubos que não continham extratos, exposto e não expostos à luz. A atividade foi determinada pelo cálculo da quantidade de extrato que inibiu 50% da reação de NBT e expressa em UA mg<sup>-1</sup> proteína minuto<sup>-1</sup>.

As atividades da CAT e APX foram determinadas pelo consumo de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, coeficiente de extinção 39,4 e 2,9mM cm<sup>-1</sup>, respectivamente. Para a CAT a mistura de reação continha 1mL do tampão fosfato de potássio 200mM (pH 7,0), 850 $\mu$ L de água ultrapura, 100 $\mu$ L de peróxido de hidrogênio 250mM e 50 $\mu$ L do extrato. Realizou-se a leitura da absorbância em espectrofotômetro (Ultrospec 6300 Pro UV/Visível – Amersham Bioscience), no comprimento de onda de 240nm, durante 90 segundos, com leituras em intervalos de 7 segundos. Para quantificar a APX a mistura de reação continha 1mL de tampão fosfato de potássio 200mM (pH 7,0), 750 $\mu$ L de água ultrapura, 100 $\mu$ L de ácido ascórbico 10mM, 100 $\mu$ L de peróxido de hidrogênio 2mM e 50 $\mu$ L do extrato. Realizou-se a leitura da absorbância no comprimento de onda de 290nm, durante 90 segundos, com leituras em intervalos de 7 segundos. Para ambas as enzimas, para efeito de cálculos, considerou-se que o decréscimo de uma unidade de absorbância era equivalente a uma unidade ativa

(UA). As atividades do extrato total foram determinadas a partir da quantidade de extrato que reduziu a leitura de absorvância em uma UA, e expressos em UA mg<sup>-1</sup> proteína minuto<sup>-1</sup>.

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, as diferentes espécies foram comparadas pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ) e as temperaturas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

### **3.2.2 Resposta das plantas a elevada temperatura e competição**

No período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2015 conduziu-se experimento em série de substituição, em delineamento experimental inteiramente casualizado, com quatro repetições. Os tratamentos foram arranjos em esquema fatorial, cujo fator A foi composto por diferentes temperaturas (25 e 40°C); e, o fator B, por distintas proporções de plantas de soja e caruru, sendo as mesmas: 100:0 (estande puro de soja), 50:50 e 0:100% (estande puro de caruru) equivalentes a 10:0, 5:5 e 0:10 plantas vaso<sup>-1</sup>.

As unidades experimentais constituíram-se de vasos com capacidade para quatro litros e diâmetro de 22cm. A semeadura foi realizada em bandejas de polietileno, sendo que, quando as plantas se encontravam com as primeiras folhas verdadeiras expandidas, aos 10 e 12 DAE para soja e caruru, respectivamente, foram transplantadas para vasos. O tipo de solo utilizado e a correção da fertilidade são idênticos ao descrito no Capítulo I.

As plantas foram mantidas em casa de vegetação até 40 dias após o transplante (DAT) sob mesmas condições de umidade e temperatura e, posteriormente, foram transferidas para pequenas casas de vegetação com temperatura controlada em que foram aplicados os tratamentos térmicos. Realizaram-se as avaliações e coleta de material às 24 e 30 HT com as diferentes temperaturas, equivalentes às 9:00 e 15:00 horas (horário local), respectivamente.

Avaliaram-se parâmetros fotossintéticos da soja e do competidor quando as plantas atingiram estágio vegetativo V<sub>6</sub>-V<sub>8</sub> e 10-12 folhas, respectivamente, coletando-se amostras foliares que foram armazenadas a -80°C até o momento da

análise do teor de clorofilas e carotenoides (CRT),  $H_2O_2$ , TBARS e extravasamento celular, conforme metodologia descrita no Capítulo I.

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, as diferentes temperaturas e proporções foram comparadas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ), para cada espécie competidora.

### **3.2.3 Efeito do estresse térmico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha**

O experimento foi conduzido no período de novembro de 2015 a janeiro de 2016, em delineamento experimental inteiramente casualizado, com oito repetições. Os tratamentos foram arranjos em esquema fatorial, cujo fator A foi constituído por diferentes amplitudes térmicas dia/noite (10/14 horas) (temperatura controle (28/22  $\pm 2^\circ C$ ) e temperatura elevada (38/22  $\pm 2^\circ C$ ); e, o fator B, por proporções de plantas de soja e caruru, sendo as mesmas: 100:0 (estande puro de soja), 50:50 e 0:100% (estande puro de caruru) equivalentes a 10:0, 5:5 e 0:10 plantas vaso<sup>-1</sup>.

As unidades experimentais constituíram-se de vasos com capacidade para quatro litros e diâmetro de 22cm. A semeadura foi realizada em bandejas de polietileno, sendo que, quando as plantas se encontravam com as primeiras folhas verdadeiras expandidas, aos 10 e 15 DAE para soja e caruru, respectivamente, foram transplantadas para vasos. O solo utilizado no experimento foi classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo, de textura franco-arenosa, pertencente à unidade de mapeamento Pelotas (EMBRAPA, 2009), com a fertilidade corrigida pela aplicação de 220 kg ha<sup>-1</sup> de adubo na formulação 05-20-20, de acordo com análise de solo (SOCIEDADE..., 2004).

As plantas foram mantidas em casa de vegetação até 20 dias após o transplante (DAT) sob mesmas condições de umidade e temperatura e, posteriormente foram transferidas para pequenas casas de vegetação com temperatura controlada em que foram aplicados os tratamentos térmicos. Aos 40 DAT (20 dias após o tratamento) realizou-se a análise das variáveis em situação de estresse (SE) (tratamento temperatura controle e elevada), em quatro repetições. Avaliou-se o teor de clorofila (CLO), estatura (EST), área foliar (AF), massa seca da

parte aérea (MS) e parâmetros fotossintéticos da soja e do competidor (soja em estágio V<sub>4</sub>-V<sub>6</sub>; caruru com 8-9 folhas) em SE. Amostras foliares foram coletadas e armazenadas a -80°C para análise de clorofilas (clorofila *a* (Cl<sub>a</sub>), *b* (Cl<sub>b</sub>), total (Cl<sub>tot</sub>) e relação da clorofila *a* e *b* (A/B)), danos celulares, PROL e atividade enzimática em laboratório. As variáveis foram analisadas conforme descrito no Capítulo I e II.

Aos 40 DAT quatro unidades experimentais submetidas a temperatura elevada retornaram as condições controle com o objetivo de avaliar a recuperação das plantas (tratamento R-TE). Às 24 horas após a recuperação investigou-se os parâmetros fotossintéticos nos tratamentos temperatura controle e R-TE, coletando-se amostras para análises em laboratório conforme citado acima. Aos 10 dias após a R-TE analisou-se o teor de CLO, EST, AF e MS (soja em estágio V<sub>8</sub>, caruru com 10-12 folhas).

Para análise dos dados de CLO, EST, AF e MS foi utilizado o método da análise gráfica da produtividade relativa (PR) (COUSENS, 1991; RADOSEVICH, 1987; ROUSH et al., 1989), calculando-se também índices de competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), de acordo com metodologia descrita no Capítulo I.

Para analisar estatisticamente a produtividade relativa, primeiramente foi calculada a diferença para os valores de PR (DPR) obtidos na proporção de 50% de plantas, em relação aos valores pertencentes às retas hipotéticas obtidas nas respectivas proporções (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c; PASSINI; CHRISTOFFOLETI; YADA, 2003). Em seguida, foi utilizado o teste t ( $p \leq 0,05$ ) para testar as diferenças nos índices DPR, PRT, CR, K e C (HOFFMAN; BUHLER, 2002; ROUSH et al., 1989). As hipóteses de nulidade para testar as diferenças de DPR e C são de que as médias são iguais a zero ( $H_0=0$ ); para PRT e CR, que as médias são iguais a um ( $H_0=1$ ); para o índice K, que as médias das diferenças entre K<sub>soja</sub> e K<sub>competidor</sub> são iguais a zero [ $H_0=(K_{soja}-K_{competidor})=0$ ]. O critério para considerar a existência de diferenças em competitividade, para os índices CR, K e C, foi de que, no mínimo em dois índices, ocorressem diferenças pelo teste t (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c).

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, as amplitudes térmicas e proporções foram comparadas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ), para cada espécie competidora.

### 3.3 Resultados e Discussão

A apresentação dos resultados e discussões de cada experimento estão descritos abaixo, adotando-se a sequência do material e métodos.

#### 3.3.1 Resposta das plantas a temperatura elevada

Para as variáveis fotossintéticas analisadas às 24 horas de tratamento (HT) evidenciou-se interação entre os fatores espécie e temperatura para fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E) e eficiência do uso da água (EUA); para a variável eficiência da carboxilação (CE) verificou-se efeito simples de ambos os fatores. Às 28 HT observou-se interação entre os fatores analisados para os parâmetros A, Gs, Ci e E; contudo, para CE e EUA verificou-se somente efeito simples do fator espécie. Em relação aos parâmetros analisados às 32 HT constatou-se interação entre os fatores espécie e temperatura para as variáveis fotossintéticas A, Gs, Ci, E e CE; já, para EUA verificou-se somente efeito simples de ambos os fatores. Às 36 HT verificou-se interação entre os fatores para A, Ci, E, CE e EUA, enquanto que para Gs se verificou somente efeito do fator temperatura.

Analisando-se o comportamento das espécies para os parâmetros A, Gs, Ci, E e CE observou-se, independente da temperatura (25 ou 40°C) e época de avaliação (24, 28, 32 ou 36 HT) para picão-preto, seguido pela cultura da soja, ambas as plantas com rota fotossintética C<sub>3</sub>, maiores valores para estas variáveis quando comparados ao caruru, que possui via C<sub>4</sub> (Tabelas 7 e 8). Para a EUA, denotou-se que, em geral, o caruru foi mais eficiente que a soja e picão-preto independente da temperatura e épocas de avaliação.

Comparando-se as temperaturas, verificou-se para caruru e picão-preto às 24 HT maior A aos 40°C que aos 25°C, bem como em caruru às 28 HT. Na cultura da soja às 28 HT, caruru às 32 HT, assim como soja e picão-preto às 36 HT observou-se maior A na temperatura de 25°C, comparada à temperatura de 40°C (Tabelas 7 e 8). Em trabalhos realizados com espécies C<sub>3</sub> como trigo (*Triticum aestivum* L.), arroz (*Oryza sativa* L.) e arroz-vermelho (*Oryza* spp.) sob estresse

térmico, observou-se redução de 48, 20 e 33% na A, respectivamente (SHAH; PAULSEN, 2003; HASSAN, 2006; OLIVEIRA, 2017).

Tabela 7 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	24 HT		28 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	5,60 C <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	10,71 Ba	8,78 Bb	11,24 Ba
Picão-preto	13,50 Bb	17,52 Aa	18,00 Aa	16,50 Aa
Soja	17,67 Aa	16,55 Aa	18,08 Aa	11,46 Bb
C.V. (%)	6,35		9,08	
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	0,11 Cb	0,16 Ba	0,09 Ba	0,10 Ba
Picão-preto	0,39 Aa	0,20 Ab	0,35 Aa	0,25 Ab
Soja	0,34 Ba	0,14 Bb	0,32 Aa	0,14 Bb
C.V. (%)	9,20		16,11	
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )				
Caruru	149,41 Ba	172,28 Aa	160,40 Ba	149,40 Ba
Picão-preto	271,25 Aa	206,00 Ab	262,50 Aa	235,80 Aa
Soja	263,00 Aa	179,00 Ab	281,00 Aa	174,70 Bb
C.V. (%)	22,38		10,32	
E ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	1,43 Ba	1,11 Ca	1,99 Ca	1,49 Cb
Picão-preto	6,87 Aa	4,04 Ab	7,19 Aa	4,76 Ab
Soja	6,32 Aa	2,41 Bb	6,42 Ba	2,78 Bb
C.V. (%)	14,75		12,27	
CE ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	0,038 Cb	0,064 Ba	0,078 Aa	0,075 Ba
Picão-preto	0,050 Bb	0,088 Aa	0,081 Aa	0,082 Aa
Soja	0,068 Ab	0,093 Aa	0,058 Ba	0,066 Ba
C.V. (%)	14,19		14,18	
EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )				
Caruru	4,06 Ab	9,72 Aa	6,07 Aa	5,65 Aa
Picão-preto	1,98 Bb	4,40 Ca	2,95 Ba	2,74 Ba
Soja	2,82 Bb	6,99 Ba	2,52 Ba	2,51 Ba
C.V. (%)	15,69		12,58	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

A temperatura do ar afeta diretamente a da folha, sendo que a temperatura foliar pode ser até 15°C mais alta que a do ambiente. Vale ressaltar que, plantas C<sub>3</sub>



tem a fotossíntese fortemente inibida quando a temperatura foliar supera os 38°C (GOVINDJEE, 1995). A soja se adapta melhor a regiões em que as temperaturas oscilam entre 20 e 30°C, sendo a temperatura ideal para seu desenvolvimento próxima a 30°C (FARIAS; NEPOMUCENO; NEUMAIER, 2007).

Tabela 8 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	32 HT		36 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	15,28 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	9,54 Bb	7,53 Ba	7,44 Ba
Picão-preto	17,40 Aa	16,20 Aa	13,51 Aa	10,49 Ab
Soja	15,48 ABa	17,62 Aa	11,79 Aa	10,30 Ab
C.V. (%)	9,30		9,58	
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	0,21 Ca	0,09 Bb	0,41 Ab	0,51 Aa
Picão-preto	0,42 Aa	0,23 Ab	0,51 Aa	0,65 Aa
Soja	0,34 Ba	0,11 Bb	0,42 Ab	0,59 Aa
C.V. (%)	13,16		20,03	
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )				
Caruru	206,25 Ba	132,50 Cb	200,93 Aa	142,00 Cb
Picão-preto	273,25 Aa	191,25 Ba	207,25 Aa	188,75 Aa
Soja	270,00 Aa	244,25 Ab	200,25 Aa	167,00 Bb
C.V. (%)	8,92		7,74	
E ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	3,62 Ca	1,72 Bb	1,43 Ba	1,59 Ba
Picão-preto	9,16 Aa	6,21 Ab	3,84 Aa	2,32 Ab
Soja	7,82 Ba	7,02 Aa	3,31 Aa	2,34 Aa
C.V. (%)	12,50		17,60	
CE ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
Caruru	0,054 Aa	0,049 Ba	0,038 Ba	0,032 Ca
Picão-preto	0,061 Aa	0,066 Aa	0,065 Aa	0,045 Bb
Soja	0,055 Ab	0,065 Aa	0,059 Aa	0,056 Aa
C.V. (%)	9,88		8,32	
EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )				
Caruru	4,23 Ab	6,07 Aa	5,33 Aa	4,70 Aa
Picão-preto	1,90 Bb	2,71 Ba	3,57 Bb	4,51 Aa
Soja	1,98 Bb	3,42 Ba	3,71 Ba	4,48 Aa
C.V. (%)	17,69		14,71	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

A modificação de  $A$  observada nas plantas  $C_3$  em resposta ao aumento da temperatura pode ser atribuída tanto a fatores estomáticos como não estomáticos, havendo grande variação entre espécies (SAIBO; LOURENÇO; OLIVEIRA, 2009). Em estresses severos, a fotossíntese é inibida devido a danos no fotossistema II (PSII), que é o componente fotossintético mais sensível ao estresse térmico (SCHRADER et al., 2004).

Para a variável  $G_s$  do caruru, observou-se incremento de aproximadamente 30 e 20% às 24 e 36 HT, respectivamente, na temperatura de 40°C, comparado aos 25°C, contudo, às 32 HT denotou-se redução nesta variável submetida a temperatura elevada (Tabelas 7 e 8). Por outro lado, para a cultura da soja e picão-preto houve incremento da  $G_s$  na temperatura de 25°C, em todas as épocas de avaliação, exceto às 36 HT. De modo similar em trigo e cevada (*Hordeum vulgare* L.), ambas  $C_3$ , observou-se redução de 34 a 64% na  $G_s$  quando submetidos a temperaturas médias de 33°C, comparativamente a temperatura de 22°C (ROLLINS et al., 2013; SHAH; PAULSEN, 2003).

Nas plantas  $C_3$  observou-se redução da  $G_s$ , indicando o fechamento estomático em alta temperatura. Este é o primeiro mecanismo de defesa das plantas submetidas a temperaturas moderadas (entre 30-40°C) (SHARKEY, 2005), limitando a perda de água, modificando a  $G_s$  e, afetando as trocas gasosas como forma de resposta ao estresse (PAIVA et al., 2005). A redução da abertura estomática diminui a evapotranspiração, elevando a temperatura foliar e reduzindo a eficiência da dissipação de energia pela perda de calor latente através da evaporação de água (FIRMANO; KUWAHARAI; SOUZA, 2009). Houve redução de  $A$ ,  $G_s$ ,  $E$  e do potencial de água nas folhas de plantas de alcachofra (*Cynara cardunculus* L.) a medida que se aumentou o tempo de exposição em temperaturas elevadas (SHINOHARA; LESKOVAR, 2014)

Para  $C_i$  e  $E$  constatou-se, em geral, nas três espécies estudadas, sob temperatura de 25°C maior incremento dos valores das variáveis, independente da época de avaliação (Tabelas 7 e 8). Entretanto, para as variáveis CE e EUA, verificou-se que, em geral, o caruru, picão-preto e soja foram menos eficientes na temperatura de 25°C, que aos 40°C, em todas as épocas de avaliação.

A  $G_s$  além de reduzir a  $E$ , também influencia a  $C_i$ , que tende a diminuir, pois menos  $CO_2$  atinge a cavidade subestomática, contudo, a rubisco continua fixando pelo menos parte do  $CO_2$ , pois caso contrário o  $CO_2$  se acumularia. A redução na  $E$

resulta muitas vezes no aumento da EUA, pois menor quantidade de água é evapotranspirada para produção de certa quantidade de MS (TAIZ et al., 2017). Em estresse térmico moderado observam-se a supressão da condutância do mesófilo e o fechamento estomático nas folhas, enquanto que, em estresse severo as plantas aumentam a E visando o esfriamento foliar, reduzindo a taxa fotossintética e resultando na diminuição da EUA (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009).

Comparando-se as temperaturas em todas as épocas de avaliação observou-se que, das 24 comparações possíveis, os maiores valores para os parâmetros fotossintéticos da soja foram verificados em 46% das comparações aos 25°C e 25% aos 40°C; para picão-preto verificou-se médias superiores em 41% das comparações aos 25°C e 21% aos 40°C; e, o caruru 25% foi aos 25°C e 29% aos 40°C (Tabelas 7 e 8). Os 29, 38 e 46% das comparações restantes para soja, picão-preto e caruru, respectivamente, não se observou significância estatística. Em geral, o aumento da temperatura não influenciou nos parâmetros fotossintéticos das espécies analisadas.

Em plantas  $C_3$  submetidas a altas temperaturas, espera-se redução na fotossíntese, devido ao aumento da fotorrespiração em temperaturas elevadas (KAISER et al., 2015). Esse resultado é proveniente da redução da solubilidade do  $CO_2$  em relação ao  $O_2$  nos tecidos foliares, o que resulta em menor disponibilidade de  $CO_2$  no sítio ativo da rubisco (WAHID et al., 2007). A fotorrespiração é relatada como processo evolutivo das plantas  $C_3$ , que visa não apenas reduzir a perda de carbono em ambientes com baixa relação  $CO_2:O_2$ , mas também reduzir a fotoinibição do aparato fotossintético pelo excesso de redutores formados nos cloroplastos em plantas submetidas a temperatura elevadas (WAHID et al., 2007).

Em relação ao teor de pigmentos fotossintéticos analisados às 24 HT, observou-se efeito simples do fator espécie para as variáveis Cla, Clb, Cltot e relação A/B (Tabelas 9 e 10). Às 28 e 32 HT verificou-se interação entre os fatores espécie e temperatura para teor de Cla, Clb, Cltot e A/B. Constatou-se interação entre os fatores analisados para a variável Clb às 36 HT, enquanto que para Cla, Cltot e A/B observou-se somente efeito simples de ambos fatores.

Avaliando-se a Cla, Clb e Cltot verificou-se, em geral, independente da temperatura e época de avaliação incremento destas variáveis para picão-preto e soja, quando comparados ao caruru (Tabelas 9 e 10). Para a relação A/B às 24, 28 e

32 HT observou-se maiores valores para o caruru, seguido pelo picão-preto, independente da temperatura; e, às 36 HT não observou-se significância estatística.

Tabela 9 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila *a* e *b* (A/B) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	24 HT		28 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
Cla (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	1,51 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	1,42 Ba	1,61 Aa	1,55 Ba
Picão-preto	2,01 Aa	1,96 Aa	1,57 Ab	2,68 Aa
Soja	1,54 Aa	2,06 Aa	1,60 Ab	2,39 Aa
C.V. (%)	18,12		14,11	
Clb (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	0,66 Ba	0,58 Ba	0,57 Ca	0,58 Ba
Picão-preto	1,26 Aa	1,29 Aa	0,89 Bb	1,47 Aa
Soja	1,21 Ab	1,43 Aa	1,38 Aa	0,97 Ba
C.V. (%)	11,48		22,92	
Cltot (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	2,17 Ba	2,00 Ba	2,18 Ba	2,12 Ca
Picão-preto	3,27 Aa	3,25 Aa	2,46 Bb	4,15 Aa
Soja	2,75 Ab	3,49 Aa	2,98 Aa	3,37 Ba
C.V. (%)	13,07		13,82	
Relação A/B				
Caruru	2,29 Aa	2,50 Aa	2,82 Aa	2,78 Aa
Picão-preto	1,59 Ba	1,55 Ba	1,80 Ba	1,84 Ba
Soja	1,27 Ba	1,44 Ba	1,16 Bb	2,74 Ba
C.V. (%)	25,09		27,51	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Em trabalho realizado por Oliveira (2017) verificou-se efeitos deletérios da temperatura de 40°C sobre o conteúdo de pigmentos em plantas C<sub>3</sub>, sendo que para arroz os teores de Cla, Cltot e CRT diminuíram em torno de 20%, mesma porcentagem de redução observada em Clb nas plantas de arroz-vermelho. Em tomate (*Solanum lycopersicum* L.) e cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.) observou-se aumento da proporção A/B em genótipos tolerantes a altas temperaturas, indicando que essas alterações estavam relacionadas à termotolerância (CAMEJO et al., 2005; WAHID; GHAZANFAR, 2006).

Evidenciou-se para Cla, Clb e Cltot, em geral, incremento das variáveis para as três espécies quando submetidas a 40°C, em todas as épocas de avaliação,

exceto às 32 HT (Tabelas 9 e 10). Na temperatura de 25°C observou-se maior relação A/B às 32 HT para picão-preto, enquanto que para soja verificou-se aumento da relação A/B às 28 e 32 HT quando submetida à temperatura de 25°C, sendo que, às 36 HT observou-se comportamento inverso. Em arroz (C<sub>3</sub>), genótipos tolerantes a altas temperaturas mantiveram o teor de clorofilas por mais tempo comparados a genótipos suscetíveis (SOHN; BACK, 2007).

Tabela 10 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila *a* e *b* (A/B) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	32 HT		36 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
Cla (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	1,34 B <sup>1</sup> a	1,26 Ba	1,36 Bb	2,65 Ba
Picão-preto	3,62 Aa	3,21 Aa	3,25 Aa	3,98 Aa
Soja	3,64 Aa <sup>2</sup>	2,76 Ab	2,71 Aa	2,53 Ba
C.V. (%)	9,69		23,82	
Clb (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	0,29 Ca	0,22 Ca	0,29 Bb	0,71 Ba
Picão-preto	1,11 Ba	1,33 Ba	0,77 Ab	1,06 Aa
Soja	1,16 Aa	0,58 Ab	0,45 Ba	0,54 Ba
C.V. (%)	20,98		16,42	
Cltot (mg g <sup>-1</sup> )				
Caruru	1,62 Ba	1,48 Ba	1,65 Bb	3,35 Ba
Picão-preto	4,72 Aa	4,54 Aa	4,02 Aa	5,03 Aa
Soja	4,80 Aa	3,33 Ab	3,16 Aa	3,07 Ba
C.V. (%)	11,10		20,35	
Relação A/B				
Caruru	4,73 Ba	5,65 Aa	5,11 Aa	3,75 Ab
Picão-preto	3,31 Aa	2,48 Ab	4,31 Aa	3,79 Aa
Soja	3,14 Cb	4,99 Ba	6,08 Aa	4,73 Ab
C.V. (%)	16,84		26,11	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Das 16 possíveis comparações entre as temperaturas, em todas as épocas de avaliação, observou-se para soja maior teor de pigmentos fotossintéticos em 31% aos 40°C e 25% aos 25°C; para picão-preto verificou-se médias superiores em 25% das comparações aos 40°C e somente 6% aos 25°C; enquanto que, em caruru observou-se significância somente em 19% aos 40°C (Tabelas 9 e 10). Os 44, 69 e 81% das comparações restantes para soja, picão-preto e caruru, respectivamente,

não se verificou significância estatística. Dessa forma observou-se que, não houve interferência da temperatura elevada no teor de pigmentos fotossintéticos da cultura da soja, picão-preto e caruru.

Para as variáveis que avaliaram o estresse oxidativo observou-se interação entre os fatores espécie e temperatura às 24 e 28 HT para teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, TBARS, extravasamento celular e teor de PROL (Tabela 11). Às 32 e 36 HT verificou-se interação entre os fatores estudados para as variáveis TBARS, extravasamento e PROL, enquanto que para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> constatou-se efeito simples de ambos os fatores às 32 HT e efeito simples do fator espécie às 36 HT (Tabela 12).

Tabela 11 - Teores de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	24 HT		28 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (mM g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	0,34 C <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	0,87 Ca	0,75 Ca	0,78 Ca
Picão-preto	0,94 Bb	1,55 Ba	2,27 Ba	2,63 Ba
Soja	4,29 Aa	4,01 Aa	3,20 Ab	3,98 Aa
C.V. (%)	11,14		10,51	
TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> de MF)				
Caruru	10,08 Cb	12,77 Ca	11,51 Cb	16,62 Ca
Picão-preto	20,84 Bb	28,66 Aa	21,60 Bb	28,69 Aa
Soja	24,47 Aa	25,66 Ba	25,12 Aa	23,65 Bb
C.V. (%)	4,41		3,53	
Extravasamento (%)				
Caruru	34,54 Ba	31,03 Cb	36,51 Ab	42,08 Aa
Picão-preto	32,45 Cb	43,30 Aa	37,97 Ab	42,06 Aa
Soja	37,12 Ab	41,55 Ba	37,80 Aa	36,15 Ba
C.V. (%)	2,78		4,33	
PROL (mg prolina g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	0,273 Aa	0,286 Ba	0,329 Aa	0,261 Ab
Picão-preto	0,265 Ab	0,482 Aa	0,253 Ba	0,218 Bb
Soja	0,137 Bb	0,164 Ca	0,195 Cb	0,229 Aa
C.V. (%)	5,38		6,37	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Comparando-se as espécies verificou-se, em geral, para a cultura da soja, seguida do picão-preto maior incremento no teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS comparados ao

caruru, independente da temperatura e da época de avaliação (Tabelas 11 e 12). Às 24 HT observou-se, em geral, menor extravasamento celular para caruru, enquanto que às 32 e 36 HT houve incremento dos valores em todas as temperaturas. Em geral, para a variável PROL observou-se menores teores para a cultura em todas as épocas de avaliação e temperaturas utilizadas.

Tabela 12 - Teores de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	32 HT		36 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
$H_2O_2$ (mM g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	0,21 C <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	1,22 Ba	0,50 Ba	0,81 Ca
Picão-preto	1,35 Ba	1,61 Ba	3,01 Aa	2,20 Ba
Soja	4,51 Aa	5,37 Aa	4,08 Aa	4,47 Aa
C.V. (%)	17,40		19,67	
TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> de MF)				
Caruru	12,24 Ba	10,88 Ba	9,64 Cb	14,65 Ca
Picão-preto	24,30 Aa	19,59 Ab	31,37 Aa	30,63 Aa
Soja	22,59 Aa	20,67 Ab	24,88 Ba	19,97 Bb
C.V. (%)	6,16		5,18	
Extravasamento (%)				
Caruru	36,20 Aa	36,33 Aa	37,13 Aa	34,82 Ba
Picão-preto	39,15 Aa	26,53 Cb	32,49 Bb	39,51 Aa
Soja	38,32 Aa	33,03 Bb	37,78 Aa	38,43 ABa
C.V. (%)	5,73		5,28	
PROL (mg prolina g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	0,157 Aa	0,191 Aa	0,144 Aa	0,088 Ab
Picão-preto	0,185 Aa	0,139 Bb	0,183 Aa	0,079 Ab
Soja	0,094 Ba	0,068 Cb	0,104 Ba	0,073 Ab
C.V. (%)	14,59		20,05	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Para  $H_2O_2$  evidenciou-se, em geral, redução no teor desta variável para as três espécies quando submetidas a 25°C, independente da época de avaliação (Tabelas 11 e 12). Na temperatura de 25°C houve diminuição do conteúdo de TBARS do caruru e picão-preto às 24 e 28 HT, assim como às 36 HT para a planta daninha C<sub>4</sub> e, ainda, observou-se aumento do TBARS na soja às 28, 32 e 36 HT quando submetida à 25°C. Em arroz e arroz-vermelho, plantas C<sub>3</sub>, observou-se

aumento de 35% no teor de  $H_2O_2$ , comparadas ao capim-arroz (*Echinochloa* spp.), com via  $C_4$  (OLIVEIRA, 2017). Em plantas de arroz submetidas à 40°C verificou-se aumento da concentração de  $H_2O_2$  e TBARS (CAO; ZHAO, 2008; KUMAR et al., 2014).

Uma das principais fontes de  $H_2O_2$  em células fotossintetizantes é a fotorrespiração, mais especificamente a reação de oxidação do glicolato, o que também explica a concentração mais alta de  $H_2O_2$  no tecido das plantas  $C_3$ . Embora as EROs sejam consideradas tóxicas, o  $H_2O_2$  também atua como molécula sinalizadora ligada a diversas respostas a estresse (FOYER; NOCTOR, 2009). O  $H_2O_2$  produzido pela fotorrespiração não apenas inicia a morte celular programada quando seu nível intracelular excede a capacidade das enzimas antioxidantes como CAT e APX, mas também regula a homeostase celular (TAIZ et al., 2017). Em adição, a peroxidação lipídica gera aldeído malônico (MDA), produto da decomposição de ácidos graxos das biomembranas, sendo que o acúmulo deste é forma de atestar a presença de radicais livres e estresse oxidativo (LIU et al., 2009; FAHEED, 2012).

Aos 40°C verificou-se redução no extravasamento celular das plantas de caruru às 24 HT, enquanto que às 28 HT denotou-se aumento, comparados a 25°C (Tabela 11). Observou-se redução do extravasamento na temperatura de 25°C para picão-preto em todas as épocas de avaliação, exceto às 32 HT (Tabela 12). Para soja às 24 HT houve redução do extravasamento quando as plantas foram submetidas a 25°C, contudo, às 32 HT observou-se aumento desta variável.

A integridade e funções das membranas biológicas são sensíveis à alta temperatura, pois o estresse térmico altera as estruturas terciárias e quaternárias das proteínas da membrana e essas alterações aumentam a permeabilidade dessas, como é evidente devido ao aumento da perda de eletrólitos (WAHID et al., 2007). O aumento do extravasamento celular tem sido usado como medida indireta de tolerância ao estresse térmico em diversas espécies de plantas, incluindo trigo, girassol (*Helianthus annuus* L.) e arroz (BLUM; KLUEVA; NGUYEN, 2001; MUTHA et al., 2007; OLIVEIRA, 2017). Vale ressaltar que, o extravasamento é influenciado pela idade da planta/tecido, órgão de amostragem, estágio de desenvolvimento, estação de crescimento e espécies de plantas (WAHID et al., 2007).

Verificou-se maior teor de PROL nas plantas de picão-preto e soja submetidas à temperatura de 40°C às 24 HT, igualmente na soja às 28 HT,



enquanto que para caruru e picão-preto, em geral, às 28, 32 e 36 HT observou-se maior conteúdo de PROL aos 25°C, assim como para soja às 32 e 36 HT (Tabelas 11 e 12). Temperaturas elevadas causaram aumento de PROL em plântulas de guandu (C<sub>3</sub>) submetidas a 36°C por 24 horas e a 40°C por maior tempo (SILVA; SACCINI; SANTOS, 2015). Houve efeito negativo em frutos de tomateiro desenvolvidos sob altas temperaturas, devido à destruição do metabolismo do açúcar e do transporte de PROL (SATO et al., 2006). Em arroz, arroz-vermelho e capim-arroz não se observou variações na concentração de PROL quando em alta temperatura (OLIVEIRA, 2017).

Com relação à análise das temperaturas em todas as épocas de avaliação, observou-se que das 16 comparações possíveis, verificou-se maior estresse oxidativo em 44% das comparações aos 40°C para picão-preto e 31% aos 25°C; para soja constatou-se mais estresse em 38% aos 25°C e 25% aos 40°C; verificou-se significância em 38% aos 40°C e 18% aos 25°C para caruru (Tabelas 11 e 12). Os 25, 37 e 44% das comparações restantes para picão-preto, soja e caruru, respectivamente, não apresentaram significância estatística. Observou-se que, a temperatura de 40°C eleva o estresse oxidativo em picão-preto, não influenciando o comportamento da cultura da soja e caruru.

Um mecanismo fundamental de adaptação em muitas plantas cultivadas sob estresse abiótico, incluindo temperaturas extremas é o acúmulo de certos compostos orgânicos de baixa massa molecular ou osmólitos compatíveis (ASHRAF et al., 2011; SZABADOS et al., 2011). Entre os compostos orgânicos acumulados em plantas sob estresses, encontra-se a prolina, aminoácido essencial, que em plantas sob estresse pode ter função osmoprotetora, auxiliando na manutenção da integridade celular de proteínas, enzimas e membranas (ASHRAF et al., 2011).

Para as variáveis teor de PROT, atividade da SOD, CAT e APX às 24 HT constatou-se interação entre os fatores espécie e temperatura (Tabela 13). Às 28 HT verificou-se interação entre os fatores testados para as variáveis PROT, SOD e APX enquanto que, para CAT observou-se efeito simples de ambos os fatores. Para SOD, CAT e APX denotou-se interação entre os fatores estudados às 32 HT, contudo, para PROT verificou-se somente efeito simples para espécie e temperatura (Tabela 14). Às 36 HT constatou-se interação entre os fatores somente para a variável CAT, ao passo que, para PROT, SOD e APX observou-se efeito simples de ambos os fatores.

Tabela 13 - Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), da catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) em plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 24 e 28 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEI, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	24 HT		28 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
PROT (mg caseína g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	11,58 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	5,57 Cb	11,23 Ba	9,65 Ca
Picão-preto	10,93 Bb	16,47 Aa	12,22 Bb	14,60 Ba
Soja	12,98 Ab	14,84 Ba	15,67 Ab	20,39 Aa
C.V. (%)	5,19		6,97	
SOD (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	5,16 Ab	12,88 Aa	6,16 Ab	9,96 Aa
Picão-preto	4,41 Ba	3,14 Bb	4,90 Aa	5,03 Ba
Soja	4,10 Ba	3,25 Bb	3,31 Ba	2,62 Cb
C.V. (%)	11,05		15,83	
CAT (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	0,293 Ba	0,319 Ba	0,237 Bb	0,440 Aa
Picão-preto	0,373 Bb	0,640 Aa	0,330 Bb	0,553 Aa
Soja	0,570 Aa	0,584 Aa	0,512 Aa	0,572 Aa
C.V. (%)	15,52		21,57	
APX (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	1,94 Bb	3,83 Aa	1,50 Cb	1,93 Ba
Picão-preto	3,48 Aa	2,70 Bb	4,56 Aa	3,41 Ab
Soja	3,42 Aa	2,34 Bb	2,16 Ba	2,20 Ba
C.V. (%)	8,52		9,62	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Analisando-se o teor de PROT das espécies, verificou-se para a cultura da soja, seguida do picão-preto maior conteúdo comparados ao caruru, independente da época avaliada e temperatura, contudo, para caruru verificou-se maior atividade da SOD que as demais espécies (Tabelas 13 e 14). Às 24 e 28 HT houve maior atividade da CAT em soja, comparada às demais espécies, enquanto que, às 32 e 36 HT o picão-preto apresentou maior atividade desta enzima. Para picão-preto verificou-se maior atividade da APX, comparada à soja e ao caruru, independente da temperatura e época avaliada.

Às 24 e 32 HT verificou-se maior teor de PROT na planta daninha C<sub>4</sub> quando submetida a 25°C, enquanto que, para soja e picão-preto às 24 e 28 HT observou-se maior incremento em 40°C (Tabelas 13 e 14). Para SOD do caruru às 24 e 28 HT verificou-se maior atividade quando submetido a 40°C, enquanto que para as

espécies C<sub>3</sub> a atividade reduziu nesta temperatura; às 32 e 36 HT verificou-se que, houve maior atividade da SOD aos 40°C para as três espécies estudadas.

Tabela 14 - Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), da catalase (CAT) e da ascorbato peroxidase (APX) em plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliadas após 32 e 36 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.

Espécie	32 HT		36 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
PROT (mg caseína g <sup>-1</sup> MF)				
Caruru	11,51 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	5,57 Bb	8,15 Bb	9,32 Ba
Picão-preto	11,26 Ba	8,60 Ba	13,03 Aa	13,62 Aa
Soja	15,59 Aa	12,96 Aa	12,21 Aa	13,86 Aa
C.V. (%)	16,34		9,83	
SOD (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	2,18 Ab	7,76 Aa	3,16 Aa	4,67 Aa
Picão-preto	1,40 Bb	3,38 Ba	2,28 Aa	2,16 Ba
Soja	1,52 Bb	2,30 Ba	1,20 Bb	1,76 Ba
C.V. (%)	19,08		25,00	
CAT (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	0,145 Ba	0,165 Ba	0,142 Bb	0,212 Aa
Picão-preto	0,254 Aa	0,218 Aa	0,246 Aa	0,193 Ab
Soja	0,136 Ba	0,089 Cb	0,224 Aa	0,180 Ab
C.V. (%)	12,81		11,30	
APX (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
Caruru	0,34 Bb	1,04 Ba	0,90 Ca	0,76 Ca
Picão-preto	1,68 Aa	1,80 Aa	2,18 Aa	1,71 Ab
Soja	1,56 Aa	1,24 Bb	1,66 Ba	1,02 Bb
C.V. (%)	13,37		14,71	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando as diferentes espécies para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada espécie não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Em arroz e arroz-vermelho observou-se redução de cerca de 40% no teor de proteínas quando a 40°C (OLIVEIRA, 2017). Trabalhos relatam que temperaturas elevadas estimularam a atividade da SOD em plantas C<sub>3</sub> como em trigo, tomate, arroz e arroz-vermelho (DASH; MOHANTY, 2002; RIVERO; RUIZ; ROMERO, 2004; KUMAR et al., 2014; OLIVEIRA, 2017), enquanto que, em milho que possui via fotossintética C<sub>4</sub>, a atividade dessa enzima foi reduzida (MATTERS; SCANDALIOS, 1986). A SOD é considerada a primeira linha de defesa contra os danos causados pelas EROs, catalisando a conversão do ânion superóxido (O<sub>2</sub><sup>-\*</sup>) a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e O<sub>2</sub> nos cloroplastos, mitocôndrias, citoplasmas e peroxissomos, interferindo na

concentração das EROs para produção do radical hidroxila (\*OH) (WANG; GENG; ZHANG, 2012).

Para picão-preto às 24 e 28 HT verificou-se maior atividade da CAT aos 40°C, assim como para caruru às 28 e 36 HT, enquanto que para soja a maior atividade desta enzima foi verificada sob 25°C as 32 e 36 HT, bem como para picão-preto às 36 HT (Tabelas 13 e 14). Para as espécies C<sub>3</sub>, soja e picão-preto observou-se maior atividade da APX na temperatura de 25°C em todas as épocas avaliadas, contudo, para caruru (C<sub>4</sub>) o incremento da atividade foi verificada em temperatura elevada. Houve estímulo da atividade da CAT e APX em plantas de arroz (C<sub>3</sub>), milho (C<sub>4</sub>) e trigo (C<sub>3</sub>) na temperatura de 40°C, enquanto que aos 45°C observou-se redução da atividade das enzimas (BALLA et al., 2009; KUMAR et al., 2014).

A CAT e a APX atuam na remoção do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> resultante da atividade da SOD, convertendo-o a água. No entanto, há afinidade diferenciada dessas duas enzimas pelo seu substrato, de modo que a APX, com sua alta afinidade atua quando o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> está presente em baixas concentrações e a CAT, por outro lado, tem comportamento inverso (GILL; TUTEJA, 2010), podendo explicar a diferença da atividade dessas enzimas neste estudo.

Comparando-se as temperaturas em todas as épocas de avaliação observou-se que, das 16 possíveis comparações, para caruru a atividade enzimática foi superior em 50% aos 40°C e 12% aos 25°C; para soja constatou-se maior atividade em 44% das comparações aos 25°C e 25% aos 40°C; e, para picão-preto a atividade enzimática foi similar aos 25 e 40°C, com 31% das comparações em cada temperatura (Tabelas 13 e 14). Os 38, 31 e 38% das comparações restantes para caruru, soja e picão-preto, respectivamente, não se observou significância estatística. Assim, verificou-se que, a temperatura elevada aumentou a atividade enzimática em caruru, não influenciando o comportamento em picão-preto e soja.

Vale ressaltar que, as enzimas do sistema antioxidante não eliminam o \*OH diretamente, de modo que a regulação de seus precursores O<sub>2</sub><sup>-\*</sup> e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> é o passo fundamental na prevenção dos riscos do \*OH, reunindo a ação das enzimas SOD, APX e CAT, minimizando assim os efeitos do estresse oxidativo, apresentando papel fundamental na regulação de EROs (DAMANIK et al., 2012).

Diante dos resultados apresentados observa-se que, em geral, a temperatura elevada não influenciou nos parâmetros fotossintéticos e no teor de pigmentos fotossintéticos da cultura da soja, picão-preto e caruru, causando estresse oxidativo

em picão-preto e aumentando a atividade enzimática em caruru. Dessa forma, pode-se inferir que, o tempo de exposição à temperatura elevada pode não ter sido suficiente para influenciar o comportamento das espécies analisadas, principalmente na cultura da soja que foi mais tolerante ou, as modificações celulares de reprogramação e resposta ao estresse podem ter ocorrido imediatamente antes das épocas em que se realizaram as análises.

### **3.3.2 Resposta das plantas a temperatura elevada e competição**

Analisando-se as variáveis fotossintéticas para a cultura da soja às 24 HT evidenciou-se interação entre os fatores proporção de plantas e temperatura utilizada para as variáveis E e CE. Verificou-se efeito simples do fator temperatura para A e Gs; para Ci observou-se somente efeito do fator proporção de plantas, enquanto que para EUA não se observou significância estatística. Para o caruru às 24 HT verificou-se interação entre os fatores estudados para os parâmetros A, Ci, E, CE e EUA; para a variável Gs observou-se somente efeito da temperatura.

Para a soja às 30 HT verificou-se interação entre os fatores analisados para A, com efeito simples de ambos fatores para Ci e CE e, efeito somente do fator temperatura para Gs, E e EUA (Tabelas 15 e 16). Para caruru observou-se interação entre os fatores temperatura e proporção de plantas para A, Ci, CE e EUA; para E verificou-se somente efeito simples de ambos os fatores estudados e, para Gs observou-se somente efeito do fator temperatura.

Avaliando-se o parâmetro E às 24 HT observou-se maiores valores quando as plantas de soja foram submetidas a 25°C, independente da proporção de plantas (Tabela 16). Para CE verificou-se maiores valores em mistura para a cultura da soja em ambas as temperaturas e, sob monocultivo constatou-se maior CE aos 25°C. Observou-se maior taxa fotossintética quando a cultura da soja foi submetida a 25°C em monocultivo, enquanto que para a variável Gs verificou-se maiores valores aos 25°C para a cultura, independente da proporção de plantas (Tabela 15). Não houve diferença estatística entre as temperaturas para Ci da soja, observando-se que, tanto em 25 quanto em 40°C o monocultivo sobrepôs à mistura.

A fotossíntese líquida observada em soja (C<sub>3</sub>) na temperatura de 40°C, além de ser afetada negativamente pelo fechamento estomático e aumento da

fotorrespiração, teve redução decorrente da degradação dos pigmentos fotossintéticos, pois as clorofilas estão localizadas principalmente nas membranas dos tilacoides, onde formam complexo com proteínas do fotossistema I (PSI) e fotossistema II (PSII) (VACHA et al., 2007). Danos nos tilacoides levam a perdas de clorofilas, sendo as membranas dos tilacoides mais sensíveis a altas temperaturas que as demais estruturas dos cloroplastos (SAYED; EARNSHAW; EMES, 1989).

Tabela 15 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2015.

Proporção Soja/caruru	24 HT		30 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
100% Soja	19,58 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	15,90 Ab	10,32 Ba	9,72 Aa
50% Soja	18,20 Aa	16,23 Aa	14,30 Aa	9,02 Ab
C.V. (%)	7,73		6,03	
100% Caruru	14,75 Aa	10,72 Ab	8,23 Aa	5,39 Aa
50% Caruru	13,15 Aa	12,66 Aa	5,88 Bb	7,41 Aa
C.V. (%)	9,62		15,95	
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
100% Soja	0,19 Aa	0,14 Ab	0,28 Aa	0,21 Aa
50% Soja	0,19 Aa	0,15 Ab	0,32 Aa	0,14 Bb
C.V. (%)	11,37		38,13	
100% Caruru	0,21 Ab	0,46 Aa	0,30 Ab	0,38 Aa
50% Caruru	0,18 Ab	0,40 Aa	0,32 Aa	0,34 Aa
C.V. (%)	13,47		11,11	
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )				
100% Soja	275,25 Aa	283,00 Aa	221,50 Ba	236,00 Ba
50% Soja	220,20 Ba	230,20 Ba	283,75 Ab	318,50 Aa
C.V. (%)	9,18		5,97	
100% Caruru	218,73 Ba	248,00 Aa	185,00 Bb	443,33 Aa
50% Caruru	317,50 Aa	256,05 Ab	262,50 Ab	436,25 Aa
C.V. (%)	12,07		6,27	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando proporções de cada espécie para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada proporção de plantas não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Para caruru às 24 HT verificou-se maior taxa fotossintética quando submetido a 25°C em monocultivo, sendo que observou-se maior valor de Ci aos 25°C para caruru quando em convivência com soja e, para a variável Gs verificou-se maiores valores aos 40°C para a planta daninha, tanto em monocultivo quanto em mistura

(Tabela 15). Maior E foi verificado quando as plantas de caruru foram submetidas a 40°C, independente da proporção de plantas, sendo que na temperatura de 25°C observou-se maiores valores de E quando em monocultivo (Tabela 16). Para a variável CE constatou-se maior incremento quando no monocultivo do caruru, enquanto que, a EUA foi superior em mistura, ambas variáveis submetidas a 25°C.

Tabela 16 - Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Proporção soja/caruru	24 HT		30 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
E (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )				
100% Soja	7,31 Aa	5,53 Ab	6,90 Bb	8,84 Aa
50% Soja	7,38 Aa	5,77 Ab	7,74 Aa	2,92 Bb
C.V. (%)	7,86		7,40	
100% Caruru	4,67 Ab	6,48 Aa	1,32 Bb	1,96 Aa
50% Caruru	2,78 Bb	5,90 Aa	1,97 Aa	2,17 Aa
C.V. (%)	12,00		15,14	
CE (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )				
100% Soja	0,071 Ba	0,056 Bb	0,047 Aa	0,041 Aa
50% Soja	0,083 Aa	0,071 Aa	0,050 Aa	0,028 Bb
C.V. (%)	10,09		8,77	
100% Caruru	0,067 Aa	0,044 Ab	0,047 Aa	0,012 Bb
50% Caruru	0,045 Ba	0,050 Aa	0,023 Ba	0,017 Ab
C.V. (%)	10,49		24,70	
EUA (μmol CO <sub>2</sub> mmol H <sub>2</sub> O <sup>-1</sup> )				
100% Soja	2,68 Aa	2,89 Aa	1,47 Ba	1,11 Bb
50% Soja	2,47 Aa	2,86 Aa	1,85 Ab	3,13 Aa
C.V. (%)	11,30		9,99	
100% Caruru	3,17 Ba	1,66 Ab	5,62 Aa	2,54 Ab
50% Caruru	4,85 Aa	2,19 Ab	3,05 Ba	3,42 Aa
C.V. (%)	16,66		15,86	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna comparando proporções de cada espécie para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada proporção de plantas não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).

Todos os parâmetros fotossintéticos estão ligados em uma relação de custo/benefício e, a transpiração tem efeito resfriador, devido ao calor latente de evaporação da água, importante na regulação da temperatura da folha (TAIZ et al., 2017). Os processos de transpiração e captura de CO<sub>2</sub> só ocorrem quando os estômatos estão abertos, bem como quando há condutância estomática.

Às 30 HT para soja a maior A foi verificada na proporção de 50:50 e, na temperatura de 25°C, enquanto que para Ci constatou-se maior incremento quando as plantas de soja estavam em mistura e, submetidas a 40°C. Observou-se maiores valores da Gs aos 25°C para a cultura em mistura e aos 40°C em monocultivo (Tabela 15). Na cultura da soja submetida a 40°C e em convivência com a planta daninha observou-se, em geral, menores valores para CE e incremento da EUA (Tabela 16). Aos 25°C observou-se maiores valores para E da soja quando em mistura com caruru, contudo, quando submetida a 40°C verificou-se maiores valores para esta variável em monocultivo.

Em plantas de soja submetidas à competição com picão-preto e papuã (*Urochloa plantaginea* L.) houve decréscimo na A com o incremento da densidade das duas espécies avaliadas (FERREIRA et al., 2015). De modo similar, em plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivadas em competição com picão-preto também houve redução acentuada na taxa fotossintética (MANABE et al., 2014).

Para caruru às 30 HT verificou-se maior A em mistura, na temperatura de 40°C, sendo que, aos 25°C a A foi superior no monocultivo da planta daninha (Tabela 15). Para Ci do caruru verificou-se maiores valores aos 40°C, tanto em monocultivo quanto em mistura, enquanto que maiores valores da Gs foram observados aos 40°C para a planta daninha em monocultivo. Constatou-se CE e EUA superior para o caruru, em geral, quando em monocultivo e, submetido aos 25°C e menor taxa de transpiração foi verificada para a planta daninha quando em monocultivo e aos 25°C (Tabela 16).

A temperatura elevada reduz a capacidade de carboxilação da rubisco e também a solubilidade de CO<sub>2</sub>, limitando assim a taxa de assimilação fotossintética de CO<sub>2</sub> em plantas C<sub>3</sub>. Contudo, em plantas C<sub>4</sub> como o caruru, duas características se sobressaem ao efeito deletério da temperatura alta (TAIZ et al., 2017). A primeira é a afinidade da PEPcase por seu substrato HCO<sup>3-</sup> que é suficientemente alta para saturar a enzima nos níveis de CO<sub>2</sub> presente em climas quentes. Essa alta atividade da PEPcase permite às plantas C<sub>4</sub>, reduzirem sua abertura estomática e, assim, conservar água, enquanto fixa CO<sub>2</sub> em taxas iguais ou maiores que as plantas C<sub>3</sub>. A segunda característica é devida a alta concentração de CO<sub>2</sub> nas células da bainha do feixe vascular que minimiza a fotorrespiração. Por permitir fotossíntese mais eficiente, essas características dão às plantas C<sub>4</sub> vantagem competitiva em



ambientes nos quais os custos de fotorrespiração são importantes, como quando as plantas se desenvolvem em alta temperatura (OLIVEIRA, 2017).

Com relação ao teor de pigmentos fotossintéticos da cultura da soja às 24 HT verificou-se interação entre os fatores proporção de plantas e temperatura para Clb, relação A/B e CRT; para Cltot observou-se efeito simples de ambos os fatores, enquanto que para Cla não se observou significância estatística (Tabelas 17 e 18). Analisando-se a planta daninha caruru às 24 HT observou-se que houve interação entre os fatores para Cla, Clb, Cltot, A/B e CRT. Já, às 30 HT evidenciou-se interação entre os fatores analisados para Cla, Clb, Cltot, A/B e CRT das plantas de soja e caruru estudadas.

Tabela 17 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb) e total (Cltot) extraídos de folhas de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2015.

Proporção soja/caruru	24 HT		30 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
Cla (mg.g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	2,90 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	2,79 Aa	2,64 Aa	2,78 Ba
50% Soja	2,86 Aa	2,87 Aa	2,58 Ab	2,90 Aa
C.V. (%)	3,94		2,91	
100% Caruru	2,02 Aa	1,73 Bb	1,19 Ab	2,20 Ba
50% Caruru	2,10 Ab	2,32 Aa	1,18 Ab	2,93 Aa
C.V. (%)	2,66		3,55	
Clb (mg.g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	1,11 Ba	1,15 Ba	0,88 Bb	1,52 Aa
50% Soja	1,68 Aa	1,34 Ab	2,04 Aa	1,44 Bb
C.V. (%)	3,63		1,59	
100% Caruru	0,78 Aa	0,37 Bb	0,31 Ab	0,63 Ba
50% Caruru	0,56 Bb	0,64 Aa	0,29 Ab	1,01 Aa
C.V. (%)	2,63		5,84	
Cltot (mg.g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	4,01 Ba	3,94 Ba	3,52 Bb	4,29 Aa
50% Soja	4,54 Aa	4,21 Ab	4,63 Aa	4,26 Ab
C.V. (%)	3,15		2,12	
100% Caruru	2,81 Aa	2,11 Bb	1,49 Ab	2,82 Ba
50% Caruru	2,66 Bb	2,96 Aa	1,47 Ab	3,90 Aa
C.V. (%)	2,05		2,37	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e comparando proporções de cada espécie para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada proporção de plantas não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Analisando-se a soja às 24 HT observou-se o maior teor de Clb e Cltot na proporção de 50:50 e submetidas aos 25°C, enquanto que, nesta mesma situação verificou-se menor relação A/B (Tabelas 17 e 18). Aos 25°C o teor de CRT da soja em monocultivo foi superior a mistura, porém aos 40°C observou-se comportamento inverso. Ao avaliar o efeito da competição entre soja e azevém (*Lolium multiflorum* L.) verificou-se redução do teor de clorofila e CRT na cultura (AGOSTINETTO et al., 2016), compostos importantes na captura de luz para reações fotoquímicas na fotossíntese e proteção da planta, respectivamente (TAIZ et al., 2017).

Tabela 18 - Relação da clorofila a e b (A/B) e carotenoides totais (CRT) extraídos de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2015.

Proporção soja/caruru	24 HT		30 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
A/B (mg.g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	2,62 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	2,43 Aa	1,66 Aa	0,92 Ab
50% Soja	1,70 Bb	2,14 Ba	0,65 Bb	1,06 Aa
C.V. (%)	5,22		15,07	
100% Caruru	2,59 Bb	4,65 Aa	3,86 Aa	3,50 Aa
50% Caruru	3,77 Aa	3,65 Ba	4,03 Aa	2,88 Bb
C.V. (%)	4,54		7,29	
CRT (mg.g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	0,81 Aa	0,57 Bb	0,64 Aa	0,70 Aa
50% Soja	0,61 Bb	0,80 Aa	0,51 Bb	0,66 Aa
C.V. (%)	7,62		4,62	
100% Caruru	0,42 Bb	0,56 Ba	0,46 Ab	0,68 Ba
50% Caruru	0,61 Ab	0,99 Aa	0,40 Bb	0,85 Aa
C.V. (%)	4,52		5,64	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e comparando proporções de cada espécie para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada proporção de plantas não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

A redução do teor de clorofilas não é somente resultado da sua degradação, mas também resulta da redução de biossíntese desses pigmentos em plantas expostas a estresse térmico, pois o aumento da temperatura causa a desnaturação de muitas enzimas envolvidas na síntese de clorofilas (REDA; MANDOURA, 2011). Para caruru às 24 HT constatou-se aos 40°C, sob mistura de plantas, maiores teores de Cla, enquanto que, quando em monocultivo verificou-se valores superiores na temperatura de 25°C comparado aos 40°C (Tabela 17). Observou-se maior teor de

Clb e Cltot aos 25°C quando em monocultivo do caruru, porém aos 40°C em mistura de plantas, o comportamento foi inverso. Para relação A/B e CRT obteve-se maiores valores aos 40°C e, em geral, observou-se redução quando em monocultivo aos 25°C (Tabela 18).

Às 30 HT constatou-se, em geral, maior teor de Cla para soja em mistura aos 40°C, sendo que para Clb e Cltot observou-se maior teor em mistura aos 25°C e sob monocultivo aos 40°C; e, aos 25°C sob mistura de plantas foi verificado, em geral, menor A/B e CRT para a cultura (Tabelas 17 e 18). Para caruru, em geral, aos 40°C e sob mistura de plantas observou-se maiores teores de Cla, Clb, Cltot e CRT às 30 HT, enquanto que para a relação A/B houve redução nesta situação.

As clorofilas e CRT são pigmentos ligados à eficiência fotossintética e, em consequência, ao crescimento e adaptação das plantas a diversos ambientes (FORCE; CRITCHLEY; VAN RENSEN, 2003). As moléculas de clorofilas são pigmentos primários de captura de luz para as reações fotoquímicas, presentes nos centros de reação dos fotossistemas. Cada centro de reação possui 200-300 moléculas antenas aproximadamente, entre clorofilas e CRT, sendo a clorofila *a* o principal pigmento dos complexos coletores de luz (TAIZ et al., 2017). A maior parte dos pigmentos acessórios está presente nos complexos coletores do fotossistema II, em especial a clorofila *b* (PAULSEN, 1995).

Os CRT protegem as plantas de muitos tipos de estresses, atuando como estabilizadores e protetores de lipídios nas membranas dos tilacoides (CAMEJO et al., 2005). O papel dos CRT na eliminação de EROs já foi amplamente relatado (DAVISON; HUNTER; HORTON, 2002; VERMA; MISHRA, 2005), sendo verificado que plantas mais tolerantes a altas temperaturas e alta incidência de luz apresentavam maiores concentrações em seus tecidos foliares (DAVISON; HUNTER; HORTON, 2002; YILDIZ; TERZI, 2008).

Analisando-se o estresse oxidativo para soja às 24 HT observou-se interação entre os fatores avaliados para teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS, enquanto que, para o extravasamento celular somente verificou-se efeito da proporção de plantas. Às 30 HT constatou-se interação entre os fatores para extravasamento celular, efeito simples de ambos os fatores para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e, para TBARS verificou-se somente efeito da proporção de plantas de soja (Tabela 19). Para caruru em ambas as épocas de avaliação verificou-se interação entre os fatores para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, TBARS e extravasamento.

Tabela 19 – Teores de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) e extravasamento celular extraídos de folhas de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, avaliadas após 24 e 30 horas de tratamento (HT) com diferentes temperaturas. FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2015.

Proporção soja/caruru	24 HT		30 HT	
	25°C	40°C	25°C	40°C
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (mM/g)			
100% Soja	0,74 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	0,44 Bb	0,50 Bb	0,66 Ba
50% Soja	0,65 Ba	0,60 Aa	0,69 Aa	0,77 Aa
C.V. (%)	5,55		6,71	
100% Caruru	0,13 Ab	0,33 Aa	0,31 Ab	0,37 Aa
50% Caruru	0,14 Ab	0,15 Ba	0,13 Ba	0,12 Ba
C.V. (%)	3,50		3,96	
	TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> MF)			
100% Soja	29,9 Ba	30,69 Aa	26,53 Ba	26,62 Ba
50% Soja	38,2 Aa	24,57 Bb	36,54 Aa	36,78 Aa
C.V. (%)	2,05		1,64	
100% Caruru	16,91 Aa	12,63 Bb	15,22 Aa	13,35 Bb
50% Caruru	11,31 Bb	14,76 Aa	11,13 Bb	19,62 Aa
C.V. (%)	6,00		5,73	
	Extravasamento (%)			
100% Soja	35,49 Ba	36,28 Ba	39,63 Aa	36,08 Bb
50% Soja	37,80 Aa	38,96 Aa	36,26 Bb	38,00 Aa
C.V. (%)	3,18		3,01	
100% Caruru	31,42 Bb	38,52 Aa	29,24 Bb	36,50 Ba
50% Caruru	33,58 Aa	35,39 Ba	37,85 Aa	38,64 Aa
C.V. (%)	2,68		3,18	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e comparando proporções de cada espécie para cada temperatura não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha comparando as diferentes temperaturas para cada proporção de plantas não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).

Para a cultura da soja às 24 HT observou-se maior teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e menor TBARS quando em monocultivo aos 25°C e na mistura aos 40°C e, quanto ao extravasamento celular, observou-se maior percentagem na mistura de plantas, tanto aos 25 quanto aos 40°C (Tabela 19). Para caruru verificou-se maior H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> aos 40°C, independente da proporção de plantas, havendo redução na mistura; verificou-se maior conteúdo de TBARS e menor extravasamento aos 25°C em monocultivo e aos 40°C em mistura para caruru, em geral. Tanto para a cultura do trigo quanto para azevém a competição intraespecífica ocasionou maior estresse oxidativo, com aumento do teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, TBARS e extravasamento (AGOSTINETTO et al., 2016).

Às 30 HT, em geral, verificou-se menor H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS para a soja quando em monocultivo e, aos 25°C; analisando-se o extravasamento, observou-se menor percentagem em mistura aos 25°C e em monocultivo aos 40°C (Tabela 19). Para

caruru em monocultivo e aos 40°C observou-se, em geral, maior teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>; menor TBARS foi constatado aos 25°C em mistura e, aos 40°C em monocultivo da planta daninha; para caruru em mistura e aos 40°C, verificou-se maior extravasamento celular.

Os resultados observados corroboram com de outros autores que afirmam que variáveis bioquímicas são instáveis, apresentando variações durante os períodos de avaliação (JONES; SIES, 2015; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2016). A temperatura elevada geralmente causa danos celulares e oxidação de lipídios das membranas o que, além de aumentar a permeabilidade, causa degradação de organelas importantes como os cloroplastos, resultando em comprometimento do aparato fotossintético, afetando diversas atividades metabólicas das plantas podendo refletir em redução do crescimento e produtividade (GILL; TUTEJA, 2010).

Comparando-se as temperaturas, de modo geral, observou-se que a temperatura elevada reduziu os parâmetros fotossintéticos da cultura da soja, aumentando o teor de pigmentos fotossintéticos e estresse oxidativo em caruru. Analisando-se a proporção das espécies constatou-se que, a competição interespecífica aumentou o teor de pigmentos fotossintéticos da soja e do caruru, incrementando também o estresse oxidativo na cultura.

### **3.3.3 Efeito do estresse térmico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha**

Analisando-se as combinações de plantas de soja e caruru em SE para a variável CLO, verificou-se que, o desvio observado da reta da PR foi representado por linha côncava para a cultura da soja, tanto no controle como em temperatura elevada, enquanto para caruru os desvios observados das retas da PR foram representados por linhas convexas em ambos os tratamentos citados (Figura 4). Linhas côncavas indicam que, há competição pelos mesmos recursos do ambiente, com prejuízo mútuo no crescimento da cultura e do competidor (RUBIN et al., 2014). Nos estádios de alongamento de colmo, floração e maturação da cevada observou-se decréscimo no teor de clorofila de 38, 19 e 28%, respectivamente, devido ao aumento das populações de azevém (PIES et al., 2016).

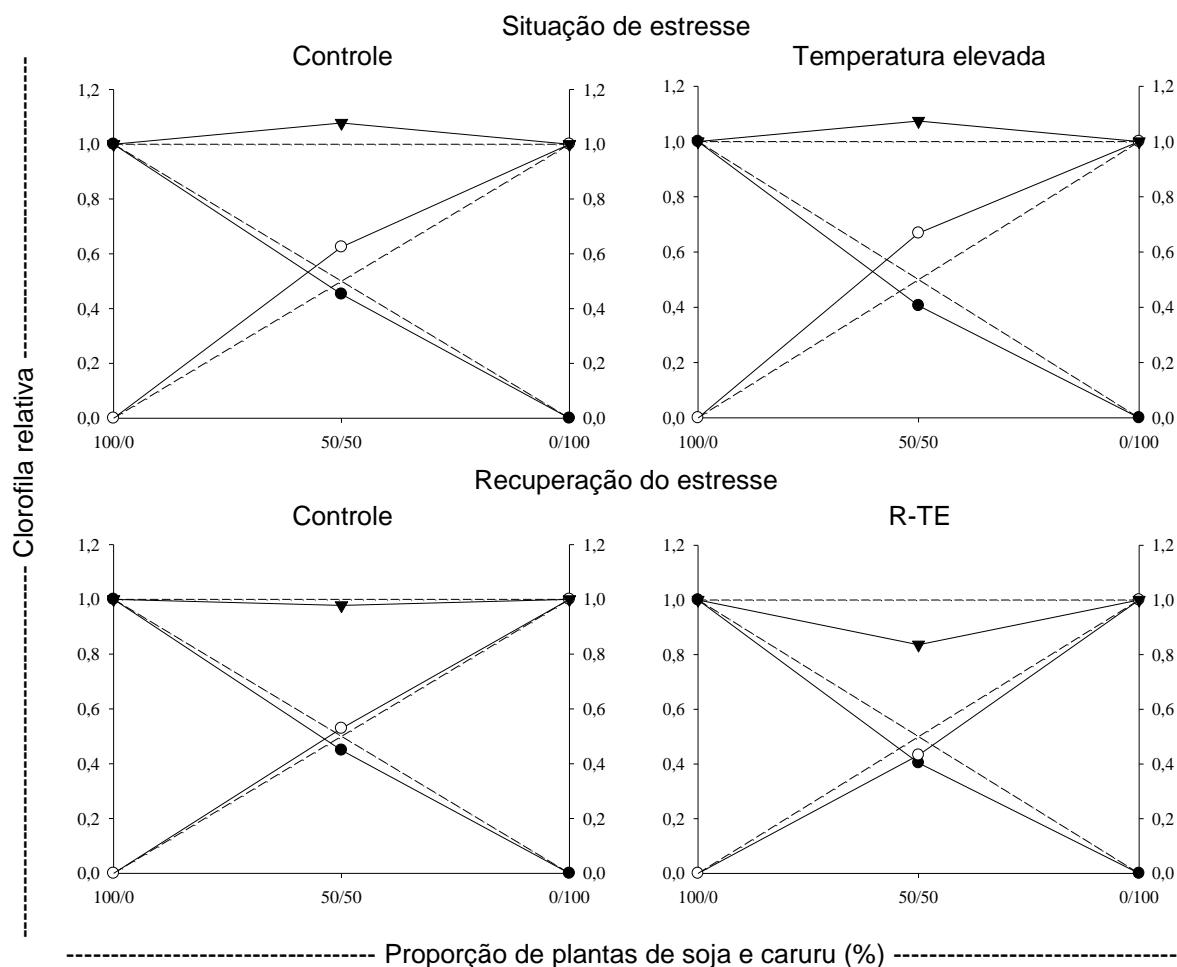


Figura 4 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para clorofila de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Na fase de RE das plantas observou-se que, os desvios observados da reta da PR para os tratamentos controle e R-TE foram representados por linha côncava para CLO da cultura da soja (Figura 4). Para caruru o desvio observado da reta da PR foi representado por linha convexa no controle e por linha côncava na R-TE.

O índice de clorofila nas folhas, obtidos com o sensor SPAD tem alta correlação com o conteúdo de N na folha (LEONARDO et al. 2013). Dessa forma, os resultados observados para CLO podem estar relacionados à maior eficiência da planta daninha na utilização e/ou captura dos recursos do meio, como água, nutrientes, luz e espaço. Para esta variável observou-se que, a tendência é verificar maior habilidade competitiva na planta daninha  $C_4$ , comparada a soja ( $C_3$ ), tanto em SE quanto RE.

Para a variável EST de plantas de soja em convivência com caruru em SE, evidenciou-se que o desvio observado da reta da PR foi representado por linha côncava para a cultura da soja e convexa para o caruru no tratamento controle e, por linha próxima à reta hipotética em temperatura elevada para ambas as plantas (Figura 5). Nesta situação observou-se que, na temperatura controle a soja apresentou menor competitividade que a planta daninha, enquanto que, sob temperatura elevada a resposta de ambas as plantas foram similares.

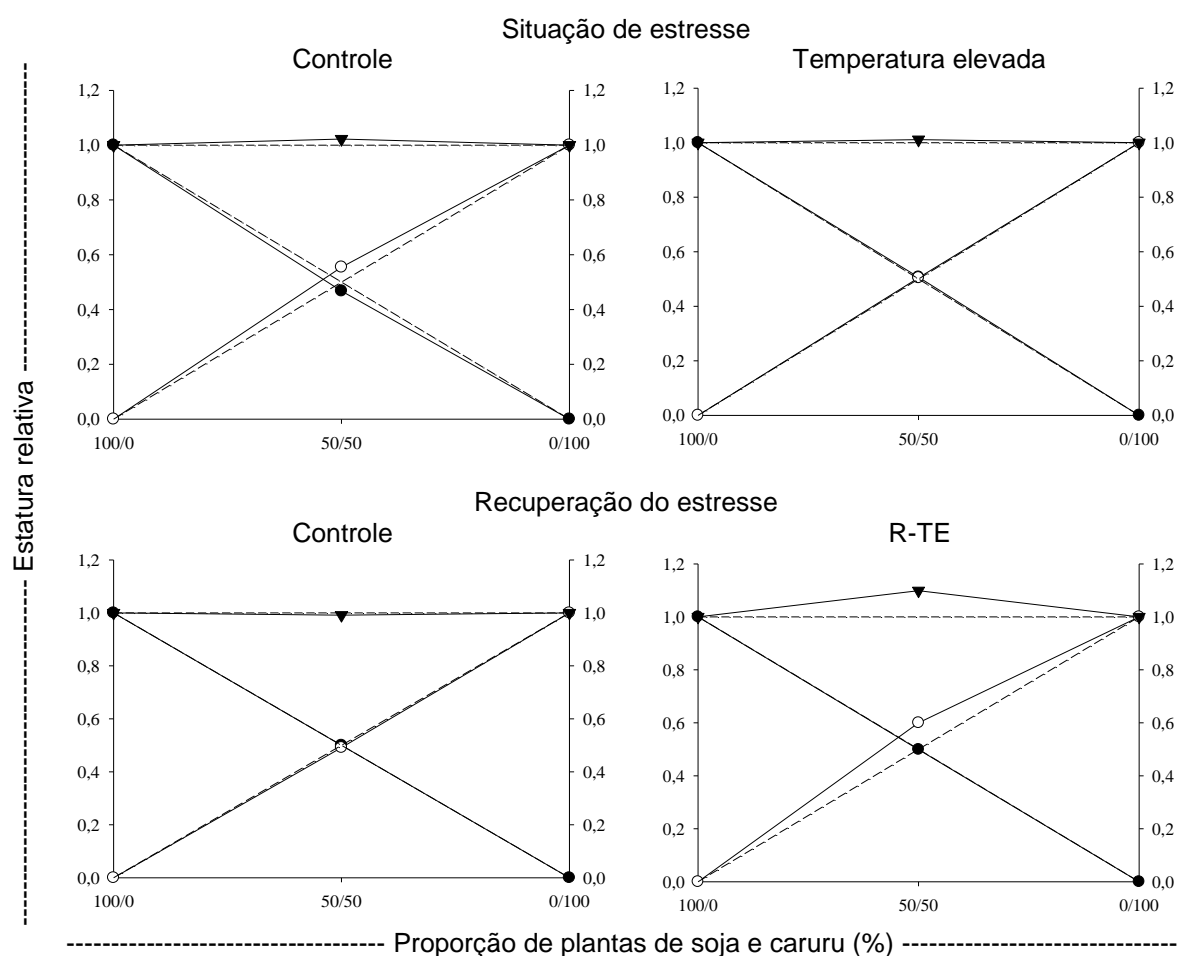


Figura 5 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Resultado similar foi encontrado em plantas de capim-arroz (rota C<sub>4</sub>) que, apresentaram maior EST que a cultivar de soja BMX Apolo RR, de ciclo super

precoce e porte baixo, evidenciando superioridade competitiva em relação à cultura (BASTIANI et al., 2016). Estudo com soja competindo com capim pé-de-galinha (*Eleusine indica* L.) (C<sub>4</sub>) mostrou valores próximos aos hipotéticos, indicando ausência de interferência de uma planta em relação à outra para EST (WANDSCHEER et al., 2013b).

Observou-se na RE que, os desvios observados da reta da PR para o controle foram representados por linha próxima à reta hipotética para a EST da soja e caruru, enquanto no R-TE os desvios observados da reta da PR foram representados por linha próxima à reta hipotética para soja e por linha convexa para caruru (Figura 5). O aumento da EST de plantas foi verificado em plantas de trigo (ciclo C<sub>3</sub>) competindo com azevém ou nabo (*Raphanus* spp.) (ambas C<sub>3</sub>) (AGOSTINETTO et al., 2008). Estudos avaliando a habilidade competitiva de milho (C<sub>4</sub>) em convivência com capim pé-de-galinha (C<sub>4</sub>) constataram que, para a EST a planta daninha apresentou melhores resultados competitivos (WANDSCHEER; RIZZARDI; REICHERT, 2013a).

A variação de estatura em situações de competição está provavelmente associada à estratégia da planta em captar mais luminosidade, promovendo o estiolamento das plantas e conseqüentemente menor investimento em crescimento. A luz é considerada o principal recurso limitado na comunidade e desenvolve papel importante na resposta inicial da planta com maior potencial competitivo (ALMEIDA; MUNDSTOCK, 2001; PAGE et al., 2010; GALON et al., 2011).

Verificando-se as combinações de plantas em SE para a variável AF observou-se que, o desvio observado da reta da PR foi representado por linha côncava para soja nos tratamentos controle e temperatura elevada e, por linhas convexas para caruru em ambos os tratamentos (Figura 6). Na RE os resultados encontrados para soja e caruru corroboram com os citados acima para ambos os tratamentos.

Para a variável AF, em geral, verificou-se que independente da amplitude térmica utilizada, a cultura da soja, com ciclo C<sub>3</sub>, apresentou menor habilidade competitiva que a planta daninha C<sub>4</sub> (Figura 6). Em contrapartida, cultivares de feijão apresentaram menor perda relativa, reduzindo as variáveis morfológicas do picão-preto e demonstrando possuir superioridade na habilidade competitiva em relação à planta daninha (GALON et al., 2017b).



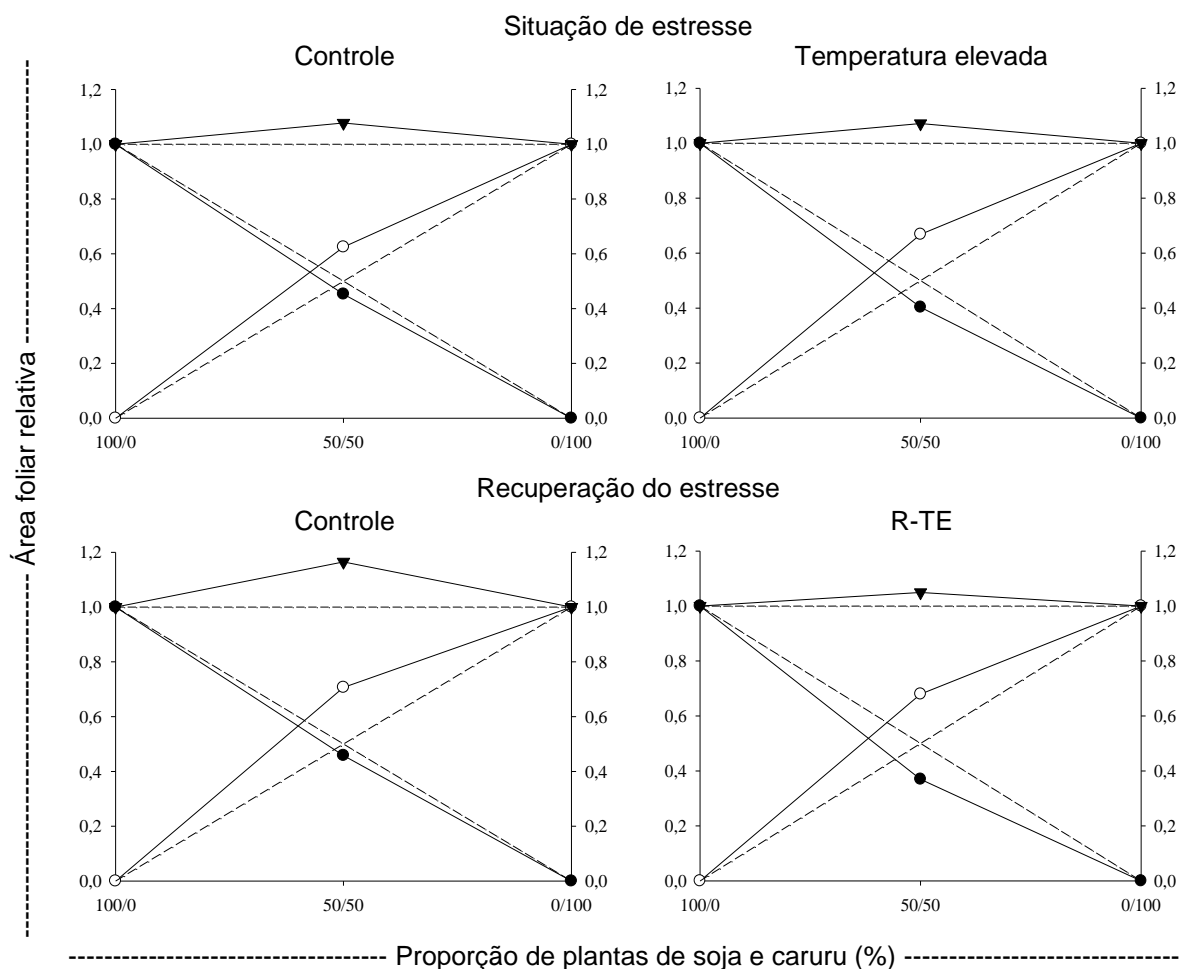


Figura 6 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Ao analisar o crescimento e desenvolvimento de cinco plantas daninhas do gênero *Amaranthus*, verificou-se diferenças na adaptabilidade, sendo que *A. viridis* L. acumulou maior massa da matéria seca da parte aérea e área foliar em relação às demais, potencializando a capacidade de interferência da planta daninha (CARVALHO; LÓPEZ-OVEJERO; CHRISTOFFOLETI, 2008). O maior crescimento da planta daninha, tanto em EST quanto em AF, a torna mais eficiente na captura por luz e, conseqüentemente, em estágios mais avançados de crescimento, podendo sombrear a cultura e diminuir seu crescimento (PLACE et al., 2011).

Para a variável MS de plantas de soja em SE, verificou-se que o desvio observado da reta da PR foi representado por linha convexa para a cultura da soja no tratamento controle e côncava em temperatura elevada (Figura 7). Já, para

caruru, o desvio observado da reta da PR foi representado por linha convexa em ambos os tratamentos. Na temperatura controle a soja não sofreu prejuízos decorrentes da competição, observando-se redução da MS em temperatura elevada, enquanto que a convivência com a soja resultou em incremento na PR da planta daninha, independente da amplitude térmica utilizada.

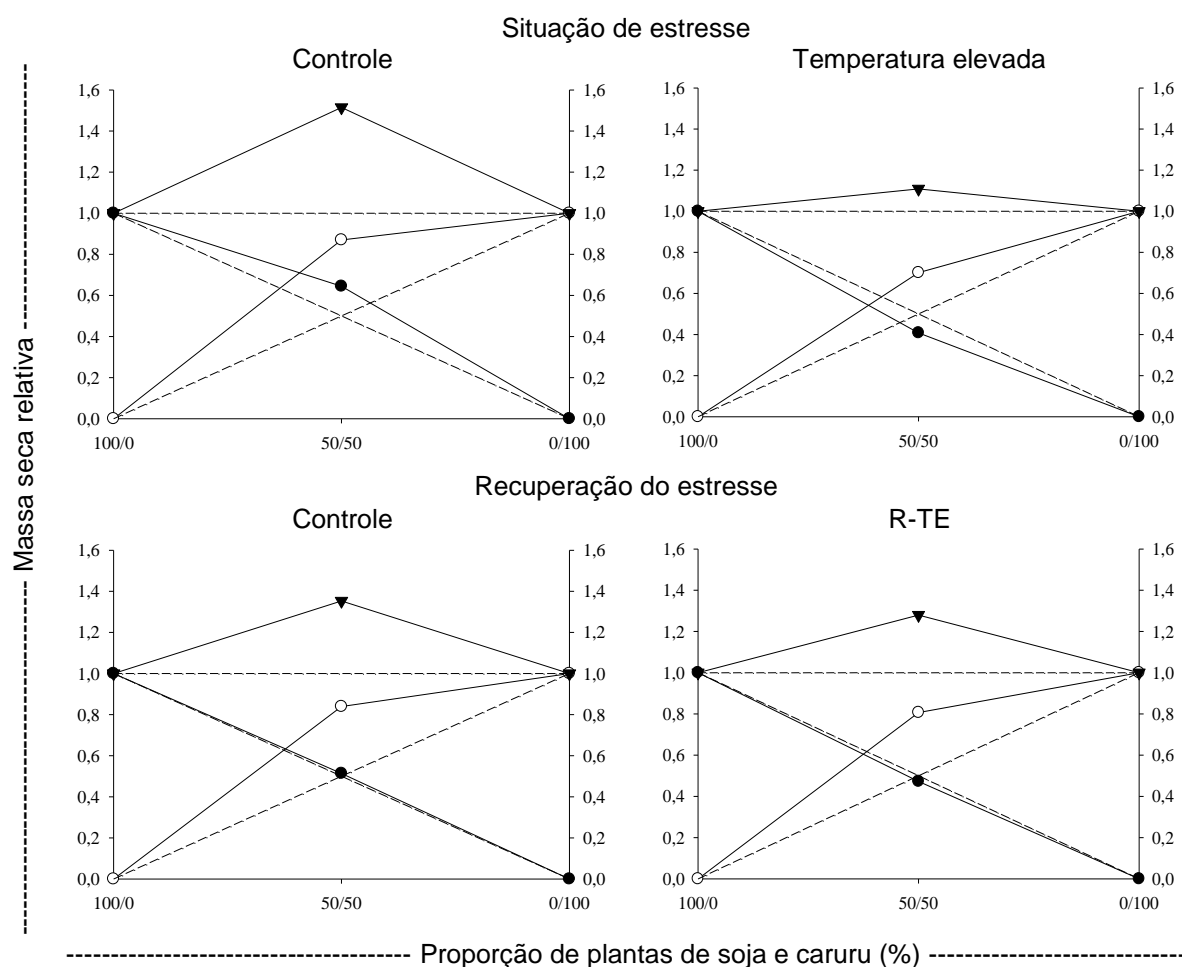


Figura 7 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Analisando-se a variável MS da soja na RE verificou-se que, os desvios observados da reta da PR foram representados por linha próxima à reta hipotética, para o tratamento controle e, por linha côncava no tratamento R-TE (Figura 7). Para

caruru os desvios observados da reta da PR foram representados por linha convexa em ambos os tratamentos, indicando não ocorrer prejuízos devido à competição.

Trabalhos relatam que, plantas daninhas mesmo em baixas populações no campo podem acarretar prejuízos às culturas, como observado em cevada competindo com azevém (GALON et al., 2011) e soja na presença de nabo (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c). Observou-se a presença de linhas côncavas para todas as simulações de AF e MS de cultivares de feijão e picão-preto quando em convivência, indicando que a competição ocorreu pelos mesmos recursos do ambiente (GALON et al., 2017b).

Em SE as diferenças relativas entre as retas observadas (DPR) e esperadas apresentaram diferenças significativas para as variáveis CLO, AF e MS da cultura e planta daninha em ambos os tratamentos controle e temperatura elevada, enquanto que para a variável EST da soja e caruru verificou-se diferença somente para o controle (Tabela 20). A soja em competição com biótipos de buva (C<sub>3</sub>) apresentou DPR's significativas para EST, AF e MS, caracterizando valores inferiores aos esperados (SILVA et al., 2014), corroborando com os dados obtidos para a cultura neste estudo.

Para a PRT em SE, observou-se diferença na variável CLO e AF para ambos os tratamentos estudados e, para a variável MS no tratamento controle, indicando valores maiores que um, isto é, não há competição pelos recursos do ambiente entre as espécies (Tabela 20). Resultados contrários a estes foram verificados analisando-se a habilidade competitiva de soja convivendo com picão-preto e leiteira (*Euphorbia heterophylla* L.), indicando redução do crescimento possivelmente decorrente da convivência entre plantas (FORTE et al., 2017).

Observa-se linha côncava da PRT quando ocorre prejuízo mútuo ao crescimento das plantas, significando que a competição se estabelece entre as duas espécies pelos recursos do meio (COUSENS, 1991). Contudo, em SE pode-se inferir que o aumento na PRT decorreu principalmente da maior contribuição da planta daninha (C<sub>4</sub>), ocasionada pela menor competitividade da soja.

Em RE verificou-se DPR's significativas somente para as variáveis CLO e AF da cultura da soja, em ambos os tratamentos controle e R-TE (Tabela 20). Para caruru competindo com soja verificou-se diferenças para as variáveis AF e MS para ambos os tratamentos estudados e, para CLO e EST observou-se diferença na R-TE somente. Assim pode-se inferir que, em geral, constatou-se benefício para a planta

daninha e prejuízo para a cultura. Houve competição pelos mesmos recursos do meio entre feijão e picão-preto, ocasionando interferência negativa no crescimento das espécies, independente da proporção de plantas (GALON et al., 2017b).

Tabela 20 - Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis clorofila, estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzido em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Variável	Situação de estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
Clorofila (CLO)				
DPR <sub>soja</sub>	-0,05 (±0,01)*	-0,09 (±0,01)*	-0,05 (±0,01)*	-0,10 (±0,01)*
DPR <sub>caruru</sub>	0,12 (±0,01)*	0,17 (±0,01)*	0,03 (±0,01) <sup>ns</sup>	-0,07 (±0,01)*
PRT	1,08 (±0,01)*	1,07 (±0,02)*	0,98 (±0,01) <sup>ns</sup>	0,84 (±0,01)*
Estatura (EST)				
DPR <sub>soja</sub>	-0,03 (±0,00)*	0,01 (±0,02) <sup>ns</sup>	0,00 (±0,01) <sup>ns</sup>	-0,00 (±0,02) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,05 (±0,01)*	0,00 (±0,01) <sup>ns</sup>	-0,01 (±0,01) <sup>ns</sup>	0,10 (±0,02)*
PRT	1,02 (±0,01) <sup>ns</sup>	1,01 (±0,01) <sup>ns</sup>	0,99 (±0,01) <sup>ns</sup>	1,10 (±0,03) <sup>ns</sup>
Área foliar (AF)				
DPR <sub>soja</sub>	-0,05 (±0,01)*	-0,10 (±0,01)*	-0,04 (±0,01)*	-0,13 (±0,01)*
DPR <sub>caruru</sub>	0,12 (±0,01)*	0,17 (±0,01)*	0,21 (±0,03)*	0,18 (±0,02)*
PRT	1,08 (±0,01)*	1,07 (±0,02)*	1,16 (±0,03)*	1,05 (±0,02) <sup>ns</sup>
Massa seca da parte aérea (MS)				
DPR <sub>soja</sub>	0,14 (±0,01)*	-0,09 (±0,01)*	0,01 (±0,01) <sup>ns</sup>	-0,03 (±0,01) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,37 (±0,01)*	0,20 (±0,04)*	0,34 (±0,02)*	0,31 (±0,02)*
PRT	1,51 (±0,02)*	1,11 (±0,04) <sup>ns</sup>	1,35 (±0,02)*	1,28 (±0,02)*

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo, em relação a reta hipotética, pelo teste "t" ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Para a PRT na RE constatou-se diferença significativa para a variável CLO no tratamento R-TE, verificou-se para AF no tratamento controle e, para MS em ambos os tratamentos estudados (Tabela 20). Valores maiores que um foram observados para AF e MS na RE, com maior contribuição da planta daninha na mistura. O somatório da MS da soja e buva foi superior ao esperado, indicando que as espécies em mistura produzem mais do que nos monocultivos (SILVA et al., 2014).

Assumindo que a soja seja mais competitiva que o caruru quando  $CR > 1$ ,  $K_{soja} > K_{caruru}$  e  $C > 0$  (HOFFMAN; BUHLER, 2002) e adotando-se tal critério para comprovar sua superioridade competitiva e ocorrência de diferenças em pelo menos dois desses índices (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c), observou-se que, para todas as variáveis estudadas (CLO, EST, AF e MS) a planta daninha com ciclo C<sub>4</sub>

demonstrou maior competitividade do que a cultura da soja (C<sub>3</sub>), independente da temperatura (tanto em SE, quanto na RE), corroborando em parte com os resultados da análise gráfica (Tabela 21).

Tabela 21 - Índices de competitividade entre soja e caruru avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE), expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Índices	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
Clorofila (CLO)				
CR	0,73 (±0,02)*	0,61 (±0,02)*	0,85 (±0,04)*	0,84 (±0,01)*
K <sub>soja</sub>	0,83 (±0,02)*	0,68 (±0,02)*	0,82 (±0,04)*	0,68 (±0,04) <sup>ns</sup>
K <sub>caruru</sub>	1,67 (±0,09)*	2,03 (±0,12)*	1,12 (±0,05)*	0,76 (±0,03) <sup>ns</sup>
C	-0,17 (±0,01)*	-0,26 (±0,02)*	-0,08 (±0,02)*	-0,26 (±0,02) <sup>ns</sup>
Estatura (EST)				
CR	0,88 (±0,01)*	1,01 (±0,06) <sup>ns</sup>	1,02 (±0,04) <sup>ns</sup>	0,83 (±0,01)*
K <sub>soja</sub>	0,87 (±0,01)*	1,03 (±0,07) <sup>ns</sup>	1,00 (±0,04) <sup>ns</sup>	1,00 (±0,06)*
K <sub>caruru</sub>	1,14 (±0,04)*	1,02 (±0,06) <sup>ns</sup>	0,97 (±0,05) <sup>ns</sup>	1,51 (±0,10)*
C	-0,06 (±0,01)*	0,00 (±0,03) <sup>ns</sup>	0,01 (±0,02) <sup>ns</sup>	-0,10 (±0,00)*
Área foliar (AF)				
CR	0,73 (±0,02)*	0,60 (±0,02)*	0,65 (±0,04)*	0,55 (±0,02)*
K <sub>soja</sub>	0,83 (±0,02)*	0,68 (±0,03)*	0,85 (±0,04)*	0,59 (±0,03)*
K <sub>caruru</sub>	1,67 (±0,09)*	2,03 (±0,13)*	2,53 (±0,37)*	2,15 (±0,16)*
C	-0,17 (±0,01)*	-0,27 (±0,02)*	-0,25 (±0,04)*	-0,31 (±0,02)*
Massa seca da parte aérea (MS)				
CR	0,74 (±0,01)*	0,59 (±0,05)*	0,61 (±0,02)*	0,59 (±0,01)*
K <sub>soja</sub>	1,82 (±0,07)*	0,69 (±0,03)*	1,06 (±0,04)*	0,90 (±0,04)*
K <sub>caruru</sub>	6,79 (±0,50)*	2,52 (±0,43)*	5,42 (±0,67)*	4,33 (±0,56)*
C	-0,23 (±0,00)*	-0,29 (±0,05)*	-0,33 (±0,02)*	-0,31 (±0,02)*

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam os erros padrões das médias.

Na maioria das situações a cultura apresenta maior habilidade competitiva que as plantas daninhas de modo isolado, em função de que o efeito das espécies daninhas não se deve a sua maior competição individual, mas, principalmente, pelo efeito combinado de sua população total de plantas (VILÀ; WILLIAMSON; LONSDALE, 2004). Este resultado foi relatado para milhã (*Digitaria* spp.) (C<sub>4</sub>), picão-preto (C<sub>3</sub>), leiteira (C<sub>3</sub>) e capim pé-de-galinha (C<sub>4</sub>) que apresentaram redução da EST, AF e MS quando em competição com soja (AGOSTINETTO et al., 2013; FORTE et al., 2017; FRANCO et al., 2017). Por outro lado, há trabalhos que relatam que plantas daninhas apresentaram maior habilidade competitiva que a cultura,

como as competições entre nabo e soja (BIANCHI; FLECK; DILLENBURG, 2006a), papuã e trapoeraba (*Commelina benghalensis* L.) competindo com soja (DIAS et al., 2010) e, azevém competindo com cevada (GALON et al., 2011).

Cabe destacar ainda que, na competição pelos recursos as plantas que se estabelecem primeiro ou que possuem características que proporcionam maior habilidade competitiva, como elevada estatura, rápida velocidade de crescimento, maior área foliar e massa seca se beneficiam e, desse modo menores quantidades de recursos ficarão disponíveis no meio o que acarreta aumento de dano ao competidor ou a cultura (AGOSTINETTO et al., 2013).

Para a cultura da soja em SE, evidenciou-se interação entre os fatores amplitude térmica e proporção de plantas para a variável MS; observou-se efeito simples do fator proporção de plantas para CLO e AF e, para EST não se verificou significância estatística (Tabela 22). Verificou-se efeito simples de ambos os fatores testados para MS da planta daninha e, efeito somente da proporção de plantas para CLO, EST e AF do caruru.

Na RE das plantas observou-se interação entre os fatores analisados para AF da soja, efeito simples da amplitude térmica para a variável EST, efeito da proporção de plantas de soja para CLO e, não se observou significância estatística para MS (Tabela 22). Evidenciou-se interação entre os fatores estudados para as variáveis CLO e EST do caruru e, efeito simples de ambos fatores para AF e MS da planta daninha.

Em SE a cultura da soja demonstrou redução da CLO e AF quando na presença de caruru (50:50) em ambos os tratamentos estudados e, diminuição da MS em temperatura elevada, indicando que a competição interespecífica foi prejudicial a cultura, independente da temperatura (Tabela 22). Para a planta daninha houve redução da CLO, EST, AF e MS quando em monocultivo em SE, sendo que em temperatura elevada houve incremento da MS.

Observou-se redução da CLO e AF da soja convivendo com caruru quando na RE, em ambos os tratamentos, diminuindo ainda mais os valores destas variáveis quando na R-TE (Tabela 22). Para caruru denotou-se maior redução da CLO no tratamento R-TE e, em mistura com a soja, enquanto que neste mesmo tratamento observou-se maior EST da planta daninha. Verificaram-se valores reduzidos de AF e MS da planta daninha em monocultivo, quando comparada a mistura, enquanto que na R-TE houve incremento das variáveis.

Tabela 22 - Resposta da cultura da soja à interferência de caruru, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação de estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
CLO (SPAD)				
100% Soja	33,88 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	37,15 Aa	36,63 Aa	37,71 Aa
50% Soja	30,67 Ba	30,15 Ba	32,91 Aa	30,45 Ba
C.V. (%)	6,04		6,84	
100% Caruru	25,10 Ba	23,75 Ba	28,74 Aa	28,65 Aa
50% Caruru	31,37 Aa	31,75 Aa	30,39 Aa	24,78 Bb
C.V. (%)	4,30		6,61	
EST (cm)				
100% Soja	60,63 <sup>NS</sup>	55,23	63,74 Aa	59,82 Aa
50% Soja	56,99	56,00	63,77 Aa	58,70 Ab
C.V. (%)	5,50		4,72	
100% Caruru	42,21 Ba	45,74 Aa	50,37 Aa	46,54 Ba
50% Caruru	46,82 Aa	46,14 Aa	49,50 Ab	55,85 Aa
C.V. (%)	4,64		6,02	
AF (cm <sup>2</sup> planta <sup>-1</sup> )				
100% Soja	271,00 Aa	289,70 Aa	281,86 Aa	282,63 Aa
50% Soja	245,33 Ba	233,70 Ba	258,17 Ba	208,97 Bb
C.V. (%)	4,52		4,10	
100% Caruru	200,80 Ba	190,00 Ba	198,54 Bb	248,70 Ba
50% Caruru	250,90 Aa	254,00 Aa	280,67 Ab	338,05 Aa
C.V. (%)	4,60		6,08	
MS (g planta <sup>-1</sup> )				
100% Soja	1,83 Bb	2,42 Aa	2,38 <sup>NS</sup>	2,48
50% Soja	2,36 Aa	1,97 Bb	2,45	2,34
C.V. (%)	3,99		4,62	
100% Caruru	1,82 Bb	3,11 Ba	2,17 Ba	2,90 Ba
50% Caruru	3,16 Ab	4,36 Aa	3,65 Ab	4,69 Aa
C.V. (%)	13,01		10,39	

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Os resultados indicam que, em geral, para a cultura da soja a competição interespecífica foi preponderante, influenciando negativamente nas variáveis morfofisiológicas, independente da amplitude térmica utilizada (SE ou RE). Para a planta daninha a competição intraespecífica acarretou maior prejuízo, devido à proximidade fenotípica das plantas, ocorrendo competição pelo mesmo nicho ambiental, independente da temperatura. Em geral, os tratamentos com temperatura elevada e R-TE proporcionaram efeito positivo nas variáveis morfológicas da planta daninha C<sub>4</sub>. Em trabalhos realizados com populações menores de trigo na presença

de azevém ou nabo (AGOSTINETTO et al., 2008), arroz e soja com milhã (AGOSTINETTO et al., 2013), feijão e picão-preto (GALON et al., 2017b) constatou-se que, a competição interespecífica é menos prejudicial para ambas as espécies envolvidas do que a competição intraespecífica.

Temperaturas acima de 40°C têm efeito adverso na taxa de crescimento da soja, provoca danos na floração e diminui a capacidade de retenção de vagens, sendo agravada pela ocorrência de déficit hídrico (FARIAS; NEPOMUCENO; NEUMAIER, 2007). De modo semelhante, existem relatos de redução da EST, MS e número de trifólios da cultura da soja competindo com plantas daninhas (WILLARD et al., 1994; RIZZARDI et al., 2004; ADELUSI; ODUFEKO; MAKINDE, 2006; CARVALHO; BIANCO; GUZZO, 2010).

Analisando-se as variáveis fotossintéticas para a cultura da soja em SE, observou-se interação entre os fatores amplitude térmica e proporção de plantas para as variáveis A, Gs, E e CE (Tabelas 23 e 24). Verificou-se efeito simples do fator amplitude térmica para EUA, enquanto para Ci não se observou significância. Para caruru denotou-se interação entre os fatores estudados para os parâmetros A, Gs, E e CE; para a variável EUA observou-se somente efeito do fator amplitude térmica e, para Ci não se observou significância estatística para os fatores estudados.

Na RE das plantas de soja observou-se interação entre os fatores amplitude térmica e proporção de plantas para A, CE e EUA; para Ci e E verificou-se efeito simples do fator amplitude térmica e, para Gs não se observou significância (Tabelas 23 e 24). Constatou-se efeito simples do fator proporção de plantas para as variáveis Gs, E e EUA do caruru; para CE observou-se efeito simples do fator amplitude térmica da planta daninha e, para A e Ci não se verificou significância estatística.

Para a soja em SE verificou-se aumento de A, Gs, E, CE e EUA em mistura com caruru e, em temperatura elevada, enquanto que observou-se incremento de A, Gs, E e EUA do caruru em mistura e, sob alta temperatura (Tabelas 23 e 24). Na RE houve redução de A, CE e EUA da soja em monocultivo, não sendo influenciada pela temperatura. Para caruru na RE observou-se redução na Gs e E sob monocultivo e incremento da EUA, verificando-se também aumento da CE do caruru no tratamento R-TE e, em mistura com a soja.

Observou-se tanto para SE quanto para RE, em geral, que a competição interespecífica e temperatura elevada influenciaram positivamente nos parâmetros



fotossintéticos da soja e do caruru, em menor grau. Trabalhos anteriores mostraram que, plantas de arroz e trigo, ambas  $C_3$ , submetidas a temperaturas elevadas na fase vegetativa reduziram A, resultando na diminuição da produção de fotoassimilados e, conseqüentemente, na menor produção de biomassa (WAHID et al., 2007; BARNABAS; JAGER; FEHER, 2008).

Tabela 23 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de  $CO_2$  subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
100% Soja	6,98 A <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	8,48 Ba	7,70 Ba	6,28 Bb
50% Soja	7,62 Ab	14,14 Aa	9,43 Ab	12,20 Aa
C.V. (%)	9,91		12,29	
100% Caruru	7,23 Bb	13,47 Aa	9,74 <sup>NS</sup>	10,54
50% Caruru	10,52 Ab	12,25 Aa	10,06	10,14
C.V. (%)	9,15		8,11	
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )				
100% Soja	0,18 Aa	0,17 Ba	0,18 <sup>NS</sup>	0,16
50% Soja	0,19 Ab	0,28 Aa	0,17	0,15
C.V. (%)	8,96		11,51	
100% Caruru	0,08 Bb	0,14 Aa	0,10 Ba	0,14 Aa
50% Caruru	0,11 Ab	0,12 Aa	0,13 Aa	0,12 Aa
C.V. (%)	7,88		15,71	
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )				
100% Soja	312,75 <sup>NS</sup>	292,25	316,50 Aa	340,50 Aa
50% Soja	307,75	290,25	309,00 Ab	363,00 Aa
C.V. (%)	4,86		8,16	
100% Caruru	243,50 <sup>NS</sup>	222,25	320,50 <sup>NS</sup>	282,00
50% Caruru	221,75	220,50	267,80	242,50
C.V. (%)	5,70		11,81	

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Em trabalho avaliando a cultura da soja e as plantas daninhas carrapicho (*Xanthium strumarium* L.) ( $C_3$ ) e caruru (*Amaranthus hybridus* L.) ( $C_4$ ) constatou-se em temperatura de 29/20°C (dia/noite) maior taxa fotossintética e, significativo incremento da EST, AF e MS quando as temperaturas variaram entre as amplitudes de 26/17, 29/20 e 32/23°C, respectivamente. Ainda, observou-se menor

competitividade do caruru, que possui via C<sub>4</sub>, quando comparado à soja e carrapicho com o incremento da temperatura (FLINT; PATTERSON, 1983).

Tabela 24 - Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
<b>E (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
100% Soja	1,88 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	1,79 Ba	2,60 Aa	1,85 Ab
50% Soja	2,00 Ab	2,81 Aa	2,84 Aa	1,80 Ab
C.V. (%)	12,07		10,83	
100% Caruru	0,99 Bb	1,55 Aa	1,26 Ba	1,47 Aa
50% Caruru	1,28 Ab	1,42 Aa	1,97 Aa	1,52 Aa
C.V. (%)	5,50		10,34	
<b>CE (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
100% Soja	0,022 Ab	0,029 Ba	0,024 Ba	0,018 Bb
50% Soja	0,024 Ab	0,049 Aa	0,031 Aa	0,034 Aa
C.V. (%)	9,49		14,48	
100% Caruru	0,030 Bb	0,061 Aa	0,031 Aa	0,038 Aa
50% Caruru	0,050 Aa	0,060 Aa	0,030 Ab	0,040 Aa
C.V. (%)	13,80		14,94	
<b>EUA (μmol CO<sub>2</sub> mmol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>)</b>				
100% Soja	3,71 Aa	4,89 Ab	3,11 Aa	3,40 Ba
50% Soja	3,84 Aa	5,11 Aa	3,39 Ab	6,50 Aa
C.V. (%)	9,83		18,10	
100% Caruru	7,29 Ab	8,72 Aa	7,91 Aa	7,20 Aa
50% Caruru	8,23 Aa	8,59 Aa	5,81 Ba	6,61 Aa
C.V. (%)	7,33		17,12	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).

Comparando-se o teor de pigmentos fotossintéticos para a soja em SE, constatou-se interação entre os fatores amplitude térmica e proporção de plantas para as variáveis Cla e Cltot; para Clb observou-se efeito simples do fator amplitude térmica e, para relação A/B verificou-se efeito do fator proporção de plantas (Tabela 25). Para caruru observou-se efeito simples de ambos os fatores estudados para as variáveis Cla, Clb, Cltot e A/B.

Para a cultura da soja observou-se efeito simples do fator amplitude térmica na RE para Clb e A/B, enquanto que para Cla e Cltot verificou-se efeito simples do

fator proporção de plantas (Tabela 25). Constatou-se interação entre os fatores para as variáveis Clb, Cltot e A/B do caruru e, para Cla não se obteve significância estatística.

Tabela 25 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila *a* e *b* (A/B) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção Soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
Cla (mg g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	4,13 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	4,21 Aa	4,42 Aa	4,58 Aa
50% Soja	3,71 Aa	2,44 Bb	3,69 Aa	3,00 Ba
C.V. (%)	10,15		9,64	
100% Caruru	3,00 Aa	2,38 Ab	3,22 Ab	4,00 Aa
50% Caruru	3,29 Aa	2,67 Ab	3,33 Aa	3,34 Aa
C.V. (%)	8,51		11,52	
Clb (mg g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	1,19 Aa	1,04 Ab	0,80 Ab	1,20 Aa
50% Soja	1,10 Aa	0,88 Aa	0,62 Ab	1,14 Aa
C.V. (%)	12,03		9,85	
100% Caruru	0,31 Aa	0,17 Bb	0,36 Ab	1,80 Aa
50% Caruru	0,39 Aa	0,30 Aa	0,42 Aa	0,40 Ba
C.V. (%)	16,69		16,00	
Cltot (mg g <sup>-1</sup> )				
100% Soja	5,32 Aa	5,25 Aa	5,20 Aa	5,70 Aa
50% Soja	4,81 Aa	3,32 Bb	4,30 Aa	4,10 Ba
C.V. (%)	8,46		8,20	
100% Caruru	3,31 Aa	2,54 Bb	3,58 Ab	5,70 Aa
50% Caruru	3,69 Aa	2,97 Ab	3,76 Aa	3,70 Ba
C.V. (%)	8,61		10,19	
Relação A/B				
100% Soja	3,32 Aa	4,01 Aa	5,80 Aa	4,00 Ab
50% Soja	3,43 Aa	2,80 Ba	5,90 Aa	2,63 Bb
C.V. (%)	14,28		13,40	
100% Caruru	9,84 Ab	14,42 Aa	8,84 Aa	2,30 Bb
50% Caruru	8,50 Aa	9,21 Ba	7,94 Aa	8,70 Aa
C.V. (%)	15,44		11,98	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Para soja em SE e RE evidenciou-se, em geral, redução da Cla, Cltot e A/B em convivência com caruru, observando-se em SE, decréscimo ainda maior sob temperatura elevada (Tabela 25). Verificou-se para SE, em geral, redução da Clb e

Cltot no monocultivo da planta daninha e sob alta temperatura, enquanto que, para a variável A/B houve incremento nesta mesma situação. Para caruru em RE observou-se aumento da Clb e Cltot em monocultivo no tratamento R-TE, já para A/B verificou-se redução na mesma comparação. Assim, para soja tanto em SE quanto em RE, em geral, a competição interespecífica e período em temperatura elevada reduziram o conteúdo de pigmentos fotossintéticos. Para caruru a competição intraespecífica em SE e a interespecífica em RE causaram redução dos pigmentos, principalmente quando submetido a alta temperatura.

A interferência de caruru, picão-preto, nabo, tiririca (*Cyperus rotundus* L.), milhã e capim pé-de-galinha reduziram os teores de clorofila de grão-de-bico (*Cicer arietinum* L.) durante o desenvolvimento vegetativo (AMARAL et al., 2015), sugerindo que a magnitude dos danos é dependente da cultura e da espécie competindo (ULGUIM et al., 2017).

Vale ressaltar que, todos os estresses que ocasionam peroxidação de membranas afetam a estrutura e a funcionalidade da maquinaria fotossintética, inativando os centros de reação dos fotossistemas (TRIPATHY; MOHAPATRA; GUPTA, 2007). Os teores de clorofilas e de carotenoides nas folhas indicam o nível de dano que determinado estresse pode causar à planta, já que a clorose é, normalmente, um dos primeiros sintomas expressos (CATUNDA et al., 2005). Trabalhos evidenciaram forte correlação entre a quantidade de aldeído malônico e conteúdo de clorofila, indicando que os danos causados às membranas das células desencadearam prejuízos ao aparato fotossintético (SUNOHARA; MATSUMOTO, 2004; SUNOHARA et al., 2010).

Analisando-se o estresse oxidativo para soja em SE observou-se interação entre os fatores estudados para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, PROL e extravasamento celular, enquanto que para TBARS verificou-se somente efeito da proporção de plantas da cultura (Tabela 26). Verificou-se interação entre os fatores testados para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e PROL da planta daninha em SE e, observou-se efeito da amplitude térmica para a variável TBARS; e, efeito de proporção de plantas para extravasamento celular.

Na RE constatou-se interação entre os fatores para PROL e TBARS e, para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e extravasamento celular somente verificou-se efeito da proporção de plantas de soja (Tabela 26). Para caruru observou-se interação entre os fatores estudados para H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e extravasamento, efeito simples da amplitude térmica e da proporção para a variável PROL e, efeito da proporção para TBARS do caruru.

Tabela 26 - Teores de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), TBARS, extravasamento celular e teor de prolina (PROL) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (mM g <sup>-1</sup> MF)				
100% Soja	0,68 B <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	1,40 Aa	1,94 Aa	1,82 Aa
50% Soja	1,77 Aa	1,21 Ab	1,54 Ba	1,34 Ba
C.V. (%)	8,85		8,72	
100% Caruru	1,25 Ab	1,49 Aa	1,22 Aa	1,54 Aa
50% Caruru	1,09 Ba	0,89 Bb	1,32 Aa	1,11 Bb
C.V. (%)	7,51		7,99	
TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> de MF)				
100% Soja	34,13 Aa	34,70 A	34,30 Ba	30,20 Ab
50% Soja	28,68 Ba	29,57 B	47,10 Aa	31,20 Ab
C.V. (%)	4,68		6,35	
100% Caruru	16,10 <sup>NS</sup>	14,52	18,60 Aa	17,10 Aa
50% Caruru	16,40	14,80	21,20 Aa	19,60 Ab
C.V. (%)	6,53		6,78	
Extravasamento (%)				
100% Soja	26,48 Aa	28,30 Ba	32,80 Aa	31,20 Aa
50% Soja	28,28 Ab	33,71 Aa	29,30 Ba	28,50 Aa
C.V. (%)	5,32		6,55	
100% Caruru	34,09 Ba	34,31 Aa	31,50 Ba	33,80 Aa
50% Caruru	36,60 Aa	35,40 Aa	34,90 Aa	32,48 Aa
C.V. (%)	3,48		3,46	
PROL (mg prolina g <sup>-1</sup> MF)				
100% Soja	0,323 Ab	0,490 Aa	0,310 Aa	0,210 Ab
50% Soja	0,338 Aa	0,320 Ba	0,335 Aa	0,147 Bb
C.V. (%)	13,93		3,75	
100% Caruru	0,372 Aa	0,255 Ab	0,250 Ba	0,140 Bb
50% Caruru	0,259 Ba	0,240 Aa	0,360 Aa	0,251 Ab
C.V. (%)	6,85		8,87	

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F (p≤0,05). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t (5%). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).

Em SE evidenciou-se, em geral, redução do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em monocultivo e incremento da mesma variável em mistura com caruru no controle, comparados a temperatura elevada (Tabela 26). Ainda para soja em mistura com caruru, observou-se redução do TBARS em ambos os tratamentos térmicos testados. Verificou-se incremento do extravasamento celular e PROL quando em mistura e monocultivo da soja, respectivamente, ambos sob temperatura elevada. Para caruru denotou-se redução do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em mistura e, em maior escala sob alta temperatura, observando-

se menor extravasamento celular e maior PROL em monocultivo no tratamento controle. A partir destes resultados pode-se inferir que, não houve estresse oxidativo nas plantas de soja e caruru em função da competição e temperatura em SE.

O  $H_2O_2$  assim como EROs, são fortes oxidantes que podem iniciar danos oxidativos, levando a distúrbios nas funções metabólicas e perdas na integridade celular onde se acumularem (KARUPPANAPANDIAN et al., 2011). Nas células ou tecidos onde a concentração de  $H_2O_2$  for relativamente baixa, inicia-se uma resposta antioxidante, como produção de fenóis ou aumento da atividade de enzimas antioxidantes (FOYER et al., 1997).

Para soja, em geral, verificou-se redução do  $H_2O_2$  e extravasamento celular em convivência com caruru na RE, independente da amplitude térmica e, maior teor de TBARS e PROL em mistura no tratamento controle (Tabela 26). Observou-se redução do  $H_2O_2$  do caruru em mistura com soja na R-TE e incremento de TBARS, extravasamento e PROL quando em mistura no controle.

Nessa situação, para caruru observou-se maior dano oxidativo na competição interespecífica no tratamento controle, não influenciando o comportamento da soja. Observou-se em plantas de soja que, a produção de fenóis e danos oxidativos aumentaram em decorrência da competição interespecífica com azevém, enquanto que para a planta daninha observou-se maior dano oxidativo em decorrência da competição intraespecífica (AGOSTINETTO et al., 2016).

O TBARS é produto da decomposição de ácidos graxos das biomembranas, ocasionado pela peroxidação dos lipídeos, atestando a presença de radicais livres (MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE, 2002). O dano de membrana, ou seja, a peroxidação de lipídeos, causada pela competição (Tabela 26), pode ser considerada elevada quando comparada aos danos causados pela toxicidade de alumínio em plantas de fava (*Vicia faba* L.), que apresentou variação no teor de MDA entre 9 a 25 nM  $g^{-1}$  de MF (ZHANG et al., 2009). Contudo, os danos observados são inferiores aos obtidos por genótipos de trigo submetidos ao estresse hídrico, obtendo valores entre 550 a 1150 nM MDA  $g^{-1}$  de MF (SAIRAM; SRIVASTAVA, 2001).

O resultado do estresse oxidativo é a peroxidação das membranas celulares, que culmina com o extravasamento celular para o meio externo. A solução que receber este extravasamento terá sua condutividade eletrolítica aumentada pela presença de íons e compostos polares no citosol e, assim, quanto maior o estresse oxidativo, maior será a condutividade (DAYAN et al., 1997; LI et al., 2000). Para soja

e biótipos de azevém não se observou diferenças para a variável extravasamento celular quando em convivência na mesma proporção (AGOSTINETTO et al., 2016).

Os níveis de EROs estão sob controle enzimático e não enzimático, sendo que o aumento de determinados intermediários (como  $H_2O_2$ ), pode resultar em acréscimos das atividades de enzimas (CAT, APX e SOD) ou metabólitos, como ascorbato, sendo que estes aumentos na atividade enzimática podem promover queda nas concentrações dos intermediários e EROs (DIPIERRO et al., 2005).

O  $H_2O_2$  enquanto é deletério para alguns componentes celulares também é essencial para as plantas em diferentes reações biossintéticas, possivelmente, atuando na transdução de sinais que contribuem no sistema de defesa da planta, como a modulação da atividade de certas enzimas (SCHRECK; BAEUERLE, 1991). O estresse oxidativo corresponde ao desequilíbrio entre a taxa de produção de agentes oxidantes e sua degradação, ocorrendo quando a produção de EROs está acelerada ou quando os mecanismos envolvidos na proteção contra as EROs encontram-se deteriorados (GILL; TUTEJA, 2010).

As plantas quando expostas a estresse ambiental também podem acumular o aminoácido prolina, que tem sido associada à tolerância das plantas a essa condição adversa, podendo representar um mecanismo regulador da perda de água, mediante o aumento da osmolaridade celular (FUMIS; PEDRAS, 2002). O acúmulo de prolina nas células tem como objetivo proteger os tecidos vegetais contra o estresse osmótico e/ou também atuando como protetor enzimático (LIU; ZHU, 1997).

Para a atividade da CAT e APX da cultura da soja em SE, verificou-se efeito simples de ambos os fatores estudados, enquanto que para teor de PROT e atividade da SOD denotou-se efeito somente da amplitude térmica (Tabela 27). Para CAT do caruru sob estresse observou-se interação entre os fatores avaliados e, para APX constatou-se somente efeito simples de ambos os fatores. Verificou-se somente efeito da proporção de plantas para PROT do caruru e, para SOD não se observou significância estatística.

Quando se avaliou a RE das plantas de soja observou-se interação entre os fatores amplitude térmica e proporção de plantas para as variáveis PROT, SOD, CAT e APX (Tabela 27). Para caruru verificou-se interação entre os fatores testados para as variáveis PROT, SOD e CAT, enquanto que para APX denotou-se somente efeito simples do fator amplitude térmica.

Tabela 27 - Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), atividade da catalase (CAT) e atividade da ascorbado peroxidase (APX) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (controle e temperatura elevada) e recuperação do estresse (controle e R-TE). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	Controle	Temperatura elevada	Controle	R-TE
PROT (mg caseína g <sup>-1</sup> MF)				
100% Soja	11,48 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	10,34 Aa	15,12 Aa	12,25 Bb
50% Soja	12,23 Aa	10,07 Ab	11,91 Bb	14,02 Aa
C.V. (%)	7,77		4,88	
100% Caruru	5,42 Aa	4,34 Ba	6,82 Aa	7,29 Aa
50% Caruru	6,19 Aa	6,76 Aa	7,69 Aa	6,51 Bb
C.V. (%)	17,07		4,85	
SOD (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
100% Soja	7,44 Aa	7,77 Aa	5,84 Ba	6,54 Aa
50% Soja	6,69 Ab	8,36 Aa	6,98 Aa	5,88 Ab
C.V. (%)	11,95		5,64	
100% Caruru	13,24 Aa	16,59 Aa	12,61 Aa	11,03 Ba
50% Caruru	13,28 Aa	12,70 Ba	10,80 Bb	12,80 Aa
C.V. (%)	14,31		6,24	
CAT (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
100% Soja	0,260 Bb	0,442 Ba	0,330 Aa	0,370 Aa
50% Soja	0,367 Ab	0,606 Aa	0,400 Aa	0,260 Ba
C.V. (%)	13,85		15,72	
100% Caruru	0,194 Ab	0,372 Ba	0,696 Ab	1,09 Aa
50% Caruru	0,124 Bb	0,490 Aa	0,440 Bb	1,01 Aa
C.V. (%)	16,14		5,83	
APX (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )				
100% Soja	2,10 Ab	2,47 Aa	0,90 Aa	0,93 Aa
50% Soja	1,64 Bb	2,20 Aa	0,53 Bb	1,07 Aa
C.V. (%)	7,27		7,80	
100% Caruru	1,42 Ba	2,34 Ba	0,82 Ab	1,13 Aa
50% Caruru	2,08 Ab	3,45 Aa	0,83 Aa	1,10 Aa
C.V. (%)	11,59		11,00	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada tratamento de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes tratamentos de temperatura, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Observou-se na SE, em geral, redução da CAT e incremento da APX no monocultivo da soja, verificando-se também maior atividade enzimática e menor teor de PROT em temperatura elevada (Tabela 27). Para caruru denotou-se, em geral, maior teor de PROT, CAT, APX e redução da SOD em mistura com a soja e, sob temperatura elevada. A proporção de plantas não influenciou a atividade enzimática da soja e caruru, enquanto que para ambas as espécies se observou maior atividade enzimática em temperatura alta. Estudos com milho, arroz e trigo mostraram



correlação positiva entre a tolerância das plantas ao estresse oxidativo e atividade da SOD (DAMANIK et al., 2012; RAJABI et al., 2012).

Na fase de RE para soja em mistura com caruru verificou-se redução da PROT e APX e, incremento da SOD e CAT no tratamento controle (Tabela 27). Observou-se redução do conteúdo de PROT e aumento da SOD para caruru em mistura com soja no tratamento R-TE e, incremento da CAT e APX em monocultivo do caruru no mesmo tratamento citado. Assim verificou-se que, o tratamento R-TE aumentou a atividade enzimática em caruru, não influenciando a soja.

O elevado estresse também pode inibir a síntese da enzima ou levar a mudanças na montagem das suas subunidades (SOMASHEKARAIHAH; PADMAJI; PRASAD, 1992). A CAT está presente principalmente em peroxissomos, porém, é indispensável para a detoxificação em altas produções de EROs, pois o estresse oxidativo causa proliferações de peroxissomos nas células (MITTLER, 2002). Acredita-se que, a proteção das plantas contra o acúmulo de  $H_2O_2$  decorra da ação conjunta das CATs e APXs (MIZUNO; KAMEI; TSUCHIDA, 1998) e as diferentes afinidades destas enzimas pelo  $H_2O_2$  sugerem que, a APX é responsável pela modulação fina de sinalização das espécies reativas, enquanto a CAT remove o excesso durante o estresse (MITTLER, 2002).

A diminuição na atividade de CAT em espécies em situação de estresse competitivo, possivelmente acontece devido ao aumento de  $H_2O_2$ , pois a catalase pode ser inativada por ligação com  $H_2O_2$  (KIRKMAN; GALIANO; GAETANI, 1987) ou com outros componentes celulares, tais como: ácido salicílico, semi-dehidroascorbato (DAVISON; KETTLE; FATUR, 1986), glutathiona reduzida (SUN; OBERLEY, 1989), superóxido e radicais hidroxila (KONO; FRIDOVICH, 1982).

As APXs são consideradas as enzimas mais importantes na eliminação de  $H_2O_2$  no citosol e no cloroplasto (INZE; VAN MONTAGU, 1995). Estas enzimas utilizam o ascorbato como seu doador de elétrons específico para reduzir  $H_2O_2$  à água, constituindo parte do ciclo conhecido como ciclo do ascorbato-glutathiona (INZE; VAN MONTAGU, 1995; SHIGEOKA et al., 2002).

A SOD é a primeira enzima no processo de desintoxicação, catalisa a dismutação de superóxido ( $O_2^-$ ) a  $H_2O_2$  e  $O_2$  (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977). O  $H_2O_2$  produzido é, por sua vez, convertido em  $H_2O$  e  $O_2$  por enzimas como CAT e APX (WANG et al., 2004). Desta forma, supõe-se que, quando a atividade da SOD é aumentada, ocorra também aumento da atividade das enzimas que metabolizam o

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. O radical O<sub>2</sub><sup>-</sup> é produzido onde existe transporte de elétrons; portanto, a ativação do O<sub>2</sub> pode ocorrer em diferentes compartimentos celulares (GECHEV et al., 2006) incluindo mitocôndrias, cloroplastos, microsomas, glioxissomos e peroxissomos, o que explica a presença de SODs em praticamente todas as regiões das células (GILL; TUTEJA, 2010).

Nesse estudo os resultados indicam que, em geral, a competição interespecífica para soja e intraespecífica para caruru foram preponderantes, influenciando negativamente nas variáveis morfofisiológicas das espécies, independente da amplitude térmica utilizada (SE ou RE). Ainda observou-se que, o período sob temperatura elevada causou efeito positivo nas variáveis morfológicas da planta daninha C<sub>4</sub>. Observou-se também em SE e RE que a competição interespecífica e temperatura elevada, em geral, influenciaram positivamente nos parâmetros fotossintéticos das espécies, reduzindo o conteúdo de pigmentos fotossintéticos da cultura. Em caruru a competição intraespecífica em SE e interespecífica na RE causaram redução dos pigmentos sob alta temperatura.

Em adição, não se observou estresse oxidativo em soja e caruru em função da competição e temperatura em SE, enquanto que na RE a competição interespecífica no tratamento controle causou dano oxidativo em caruru, não influenciando a cultura. A proporção de plantas não modificou a atividade enzimática das espécies em SE e RE, observando-se maior atividade enzimática após período em temperatura alta para soja e caruru em SE e, para caruru na RE.

Diante do exposto e considerando a escassa literatura a respeito do efeito das alterações climáticas na interação cultura/planta daninha, existe a importância de trabalhos que avaliem essas interações competitivas entre plantas com diferentes vias fotossintéticas (C<sub>3</sub> e/ou C<sub>4</sub>) frente aos diferentes estresses abióticos que podem ocorrer e, principalmente, a combinação desses estresses na produção das culturas. Dessa forma, estes estudos podem auxiliar na seleção de plantas com maior habilidade competitiva, na previsão da estrutura e composição das comunidades vegetais e nas mudanças de distribuição geográfica das espécies.

### 3.4 Conclusões

Os parâmetros fotossintéticos e o teor de pigmentos fotossintéticos, em geral, não são afetados pela alta temperatura em soja e plantas daninhas, no entanto causa estresse oxidativo em picão-preto e eleva a atividade enzimática em caruru.

A temperatura elevada reduz os parâmetros fotossintéticos em soja, aumenta o teor de pigmentos fotossintéticos e estresse oxidativo em caruru, enquanto que a competição interespecífica eleva o teor de pigmentos fotossintéticos em ambas espécies e incrementa o estresse oxidativo na cultura.

A planta daninha caruru ( $C_4$ ) demonstra maior competitividade que a soja ( $C_3$ ), independente da amplitude térmica utilizada (SE e/ou RE).

A competição interespecífica para soja e intraespecífica para caruru influencia negativamente nas variáveis morfofisiológicas e, a temperatura elevada tem efeito positivo nestas características para caruru.

Temperatura elevada e competição interespecífica, em geral, influenciam positivamente nos parâmetros fotossintéticos da soja e caruru, reduzindo o conteúdo de pigmentos fotossintéticos da cultura. A competição intraespecífica em SE e interespecífica na RE reduz os pigmentos em caruru, quando em alta temperatura.

A competição interespecífica incrementa o estresse oxidativo em caruru na RE, enquanto que a temperatura elevada aumenta a atividade enzimática em soja e caruru em SE e, na planta daninha na RE.

## **4 CAPÍTULO III – Efeito do estresse hídrico e recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha**

### **4.1 Introdução**

A soja (*Glycine max* L. Merrill) é a principal cultura anual da agricultura brasileira, com elevada relevância social e econômica. Contudo, vários fatores bióticos e abióticos podem causar perda significativa na produtividade da cultura, dentre eles, a competição com plantas daninhas e períodos de deficiência hídrica prolongada.

Os prejuízos causados pelas plantas daninhas são reflexos principalmente da competição por recursos do ambiente e sua presença pode causar prejuízos de até 80% na produtividade da cultura da soja (GAZZIERO; VARGAS; ROMAN, 2004). Entretanto, estas perdas são variáveis em função da espécie e população da infestante, cultivar utilizada, práticas de manejo adotadas (GALON et al., 2007), época de emergência de plantas daninhas e estágio fenológico da espécie, que proporcionam diferente grau de competição (AGOSTINETTO et al., 2014). Espécies morfológica e/ou fisiologicamente próximas apresentam exigências semelhantes em relação aos recursos, tornando mais intensa a competição (SILVA; DURIGAN, 2006).

A soja pode ser considerada cultura que tolera o déficit de água, pois a sua floração ocorre durante período relativamente longo, permitindo que as plantas evitem os efeitos de secas de curto prazo (MOTA, 1983 apud KRON; SOUZA; RIBEIRO, 2008). A disponibilidade de água é especialmente importante em dois períodos de desenvolvimento da cultura, entre a germinação das sementes e a emergência das plântulas e, entre a floração e o enchimento das vagens (MOTA,

1983 apud KRON; SOUZA; RIBEIRO, 2008). Períodos prolongados de seca podem afetar diretamente a produtividade da soja, reduzindo a estatura das plantas, a taxa de crescimento, o índice de área foliar, a taxa fotossintética e todo o metabolismo da planta (CONFALONE et al., 1998; DESCLAUX et al., 2000; NEUMAIER et al., 2000).

Condições de estresse devido à competição entre plantas e/ou déficit hídrico causam efeitos a curto e longo prazo, induzindo combinação de respostas morfofisiológicas, bioquímicas e moleculares que auxiliam na adaptação às circunstâncias ambientais limitantes, dependendo da intensidade e da duração do estresse, dos efeitos interativos de outros tipos de estresses, do estágio de desenvolvimento e do genótipo (MENESES et al., 2006). O estresse gerado devido a competição afeta negativamente as características fisiológicas da soja, bem como a matéria seca em função da presença de capim-braquiarião e picão-preto e, o incremento da população destas plantas daninhas (FERREIRA et al., 2015).

O déficit hídrico altera a fotossíntese, incrementando o requerimento de açúcares para ajuste osmótico celular, reduzindo os assimilados disponíveis e o crescimento das raízes de plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) e centeio (*Secale cereale* L.) em competição (FAR et al., 2017). Plantas submetidas a estes estresses podem apresentar redução na síntese de pigmentos fotossintéticos, resultando na diminuição da absorção de luz e geração de poder redutor, estes associados à biomassa e produtividade (JALEEL et al., 2009).

A resposta à seca depende da regulação da expressão de milhares de genes e, em soja, vários genes responsivos ao déficit hídrico foram identificados (GUIMARÃES-DIAS et al., 2012). Contudo, pouco se sabe a respeito do efeito do déficit hídrico na expressão de genes de plantas daninhas e na competição entre plantas. Muitos genes estão envolvidos na percepção e resposta a luz, fator este envolvido na competição entre plantas por recursos.

A baixa disponibilidade de luz tem efeito negativo no fotossistema II, no teor de clorofila e na enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (rubisco), reduzindo a fotossíntese e induzindo a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (VOLETI; SINGH, 1996). Os genes relacionados à fotossíntese CAB (proteína de ligação a clorofila a/b) e RbcS (pequena subunidade da rubisco) são regulados por Phys ao nível da transcrição sendo que, o *PhyA* contribui para o acúmulo de transcritos gênicos sob luz vermelha (TAKANO et al., 2001).

A competição e o déficit hídrico ativam o sistema de defesa enzimático das plantas para eliminação das EROs, provocando alterações na expressão gênica das plantas em diferentes categorias funcionais (BARBOSA et al., 2014). Essas formas reativas de oxigênio, como peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), radical superóxido ( $O_2^-$ ) e radical hidroxila ( $OH^-$ ) são conhecidas por oxidar importantes constituintes celulares como ácidos nucleicos, lipídeos de membrana e proteínas, podendo ocasionar a morte celular (ALSCHER; ERTURK; HEATH, 2002). Modificações na expressão de genes que codificam enzimas como catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) superóxido dismutase (SOD) e glutatona S-transferase (GST) são essenciais para manter a homeostase redox celular e proteger os organismos contra o estresse oxidativo, eliminando EROs e o acúmulo de  $H_2O_2$ , reduzindo a peroxidação de lipídios (VAIDYANATHAN et al., 2003; EYIDOGAN; OZ, 2007; CHEN et al., 2012).

Trabalhos estão sendo realizados com interesse na identificação de genes que conferem diversos tipos de tolerância a estresses abióticos (BOGGS et al., 2010; PALMEROS-SUAREZ et al., 2015). Os fatores de transcrição (FT) também estão sendo estudados por serem elementos reguladores que ativam a expressão de cascatas de sinalização ou toda rede de genes em plantas. O fator nuclear Y (NF-Y), identificado em caruru (*Amaranthus hypochondriacus* L.), é responsável por regular várias respostas de desenvolvimento da planta, induzidos pelo estresse hídrico (PALMEROS-SUAREZ et al., 2015).

A biologia molecular aliada a técnicas de RT-qPCR (reação em cadeia da polimerase de transcrição reversa quantitativa em tempo real) têm sido amplamente utilizada para validar a expressão gênica (GACHON; MINGAN; CHARRIER, 2004) devido a sua sensibilidade e reprodutibilidade na análise dos níveis de transcrição, auxiliando na identificação de genes envolvidos nas respostas a estresse.

O conhecimento da interferência do déficit hídrico e a competição cultura/plantas daninhas é fundamental na adoção de práticas de manejo em condições não ideais de cultivo, uma vez que estes são considerados os principais fatores que limitam o crescimento e a produtividade das plantas, induzindo alterações em diferentes níveis hierárquicos. Assim, o objetivo do estudo foi avaliar o efeito do déficit hídrico e a recuperação das plantas na interação cultura/planta daninha, através de avaliações morfofisiológicas, metabólicas e expressão gênica.

## 4.2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação e laboratórios pertencentes ao CEHERB/FAEM/UFPel no período de novembro de 2015 a janeiro de 2016, em delineamento experimental inteiramente casualizado, com oito repetições. Os tratamentos foram arranjados em esquema fatorial, cujo fator A foi constituído por diferentes regimes de água (capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH - 50% da CC)); e, o fator B constou de proporções de plantas de soja e caruru, sendo as mesmas: 100:0 (estande puro de soja), 50:50 e 0:100% (estande puro de caruru) equivalentes a 10:0, 5:5 e 0:10 plantas vaso<sup>-1</sup>.

A cultivar de soja utilizada foi a NA 5909 RG e, as sementes de caruru foram coletadas em área não agrícola, no município de Liberato Salzano, Rio Grande do Sul (RS). As unidades experimentais constituíram-se de vasos com capacidade para quatro litros e diâmetro de 22cm. A semeadura foi realizada em bandejas de polietileno, sendo que, quando as plantas se encontravam com as primeiras folhas verdadeiras expandidas, aos 12 e 16 dias após a emergência (DAE) para soja e caruru, respectivamente, foram transplantadas para vasos. O tipo de solo utilizado e a correção da fertilidade foram similares à metodologia descrita no Capítulo II.

As plantas foram mantidas em casa de vegetação até 20 dias após o transplante (DAT) sob mesmas condições de umidade e temperatura, quando foram aplicados os tratamentos. Aplicou-se 50% da água disponível em cada vaso diariamente com base na disponibilidade estimada de água total que, anteriormente foi determinada pela diferença entre vaso completamente saturado e peso seco (antes da água ser adicionada), conforme descrito por Valerio et al. (2011). Os vasos foram pesados diariamente e o volume de 50% de água foi aplicado até o primeiro sinal de murchidão foliar, ocorrido após seis dias aproximadamente, posteriormente, a água foi reaplicada ao ponto de capacidade de campo, por período de dois dias e, depois o ciclo de seca repetido duas vezes a intervalos semanais.

Aos 45 DAT (25 dias após o tratamento) realizou-se a análise das variáveis em situação de estresse (SE) (tratamento capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH)), em quatro repetições. Avaliou-se o teor de clorofila (CLO), estatura (EST), área foliar (AF), massa seca (MS) e parâmetros fotossintéticos da soja e do competidor (soja em estágio V<sub>6</sub>-V<sub>8</sub>; caruru com 9-10 folhas). Amostras foliares foram coletadas e armazenadas a -80°C para análise de clorofilas, danos celulares, prolina,

atividade enzimática e expressão gênica em laboratório. As variáveis foram analisadas conforme metodologia descrita no Capítulo I e II.

Aos 45 DAT quatro unidades experimentais submetidas ao DH retornaram as condições controle com o objetivo de avaliar a recuperação das plantas ao DH (R-DH). Às 24 horas após a recuperação realizou-se a análise dos parâmetros fotossintéticos nos tratamentos CC e RDH, coletando-se amostras para análises em laboratório conforme citado acima. Aos 10 dias após a R-DH (55 DAT) analisou-se a CLO, EST, AF e MS (soja em estágio R1, caruru com 10-12 folhas).

Para análise dos dados de CLO, EST, AF e MS foi utilizado o método da análise gráfica da produtividade relativa (PR) (RADOSEVICH, 1987; ROUSH et al., 1989; COUSENS, 1991), calculando-se também índices de competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), de acordo com metodologia descrita no Capítulo I.

Para analisar estatisticamente a produtividade relativa, primeiramente foi calculada a diferença para os valores de PR (DPR) obtidos na proporção de 50%, em relação aos valores pertencentes às retas hipotéticas obtidas nas respectivas proporções (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c; PASSINI et al., 2003). Em seguida, foi utilizado o teste t ( $p \leq 0,05$ ) para testar as diferenças nos índices DPR, PRT, CR, K e C (HOFFMAN; BUHLER, 2002; ROUSH et al., 1989). As hipóteses de nulidade para testar as diferenças de DPR e C são de que as médias são iguais a zero ( $H_0=0$ ); para PRT e CR de que as médias são iguais a um ( $H_0=1$ ); para o índice K de que as médias das diferenças entre  $K_{soja}$  e  $K_{competidor}$  são iguais a zero [ $H_0=(K_{soja}-K_{competidor})=0$ ]. O critério para considerar a existência de diferenças em competitividade para os índices CR, K e C, foi de que, no mínimo em dois índices, ocorressem diferenças pelo teste t (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c).

Para determinação da expressão gênica, o RNA foi extraído do tecido vegetal usando o reagente PureLink™ (Plant RNA Reagent – Invitrogen™), seguindo as recomendações do fabricante. A qualidade e quantidade do RNA foi determinada com uso de espectrofotômetro NanoDrop™ 2000 (Thermo Scientific), onde a razão das leituras no comprimento de onda 260/280nm devia-se manter entre 1,9 a 2,2 e a razão 260/230 em torno de 2,0. A qualidade do RNA foi confirmada em eletroforese e gel de agarose (1%). O cDNA foi construído usando kit SuperScript First-Strand system for RTqPCR (Invitrogen™), de acordo com recomendações do fabricante.



Para soja avaliou-se, em RTqPCR, os genes alvo fitocromo A (*GmPhyA*), clorofila a/b (*GmCAB3*), ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase (*GmRbcS3*), glutationa S-transferase (*GmGST*), superóxido dismutase (*GmMnSOD*), catalase (*GmCAT1*) e ascorbato peroxidase (*GmAPX*) (Tabela 28). Já, para caruru os genes alvo analisados foram fitocromo A (*BvPhyA*), ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase (*AhRbcS3*), superóxido dismutase (*AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>*), catalase (*AcCAT1*), ascorbato peroxidase (*BvAPX*) e fator nuclear Y (*AhNF-YC*). Utilizou-se os genes endógenos actina (*GmACT11*) e fator de alongação eucariótico 1- $\alpha$  (*BvELF-1 $\alpha$* ) para soja e caruru, respectivamente, depois da análise de normalização (dados não apresentados). A eficiência do PCR foi obtida através da análise de quatro diluições seriadas do cDNA (1:1, 1:5, 1:25 e 1:125), para gerar a curva padrão de cada par de primer testado. O valor de E foi estimado pela equação  $E = 10^{(-1/\text{slope})}$ , sendo considerados aceitáveis valores entre 1,8 e 2,2, para os genes referência e alvo (dados não apresentados).

Para o RTqPCR foi utilizado o volume total de 12 $\mu$ L, contendo 6,25 $\mu$ L de LightCycler<sup>®</sup> 480 SYBR Green I Master (Roche Applied Science); 0,5 $\mu$ L de primer (10mM); 1 $\mu$ L de cDNA (0,2 $\mu$ g) e 4,25 $\mu$ L de água. As condições de amplificação foram as seguintes: um ciclo a 95°C (5 minutos); 45 ciclos de desnaturação a 95°C (20 segundos); 60°C (60 segundos); e, 72°C (20 segundos). O processo foi finalizado pela curva de dissociação com a desnaturação a 95°C (5 segundos), resfriamento a 70°C (1 minuto), gradual aquecimento de 0,11°C steps até 95°C (5 segundos), e resfriamento 40°C (30 segundos). O RTqPCR foi realizado no equipamento LightCycler 480 systems (Roche Applied Science). Todas as reações foram em triplicata para cada amostra de cDNA e, a pureza do amplicon foi assumida quando produzido um único pico de fusão.

Para a quantificação relativa (QR) dos genes, realizou-se o cálculo de expressão relativa através do método  $\Delta$ Ct, pela equação  $\Delta\Delta$ Ct = (Ct<sub>alvo</sub> – Ct<sub>endógeno</sub>) - (Ct<sub>calibrador</sub> – Ct<sub>endógeno</sub>), sendo o  $\Delta\Delta$ Ct a expressão relativa do gene e o calibrador o tratamento CC de soja e caruru e, a aplicação do resultado em  $2^{-(\Delta\Delta$ Ct)} forneceu a dimensão de variação.

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, o regime de irrigação e proporção de plantas (de cada espécie competidora) foram comparados pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Tabela 28 - Primes utilizados para RT-qPCR em soja e caruru submetidos a diferentes regimes hídricos e proporção de plantas. FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Genes	Forward (5'-3')		Reverse (5'-3')		Referência ou número de acesso
	Soja				
<i>GmACT11</i>	ATCTTGACTGAGCGTGGTTATTCC		GCTGGTCCTGGCTGTCTCC		Hu, 2009
<i>GmAPX</i>	ACGCCGATTTCTACCAGTTG		GCTTTGCCAAACACATCTCT		L10292
<i>GmCAT1</i>	GTCCATGCTTTCAAGCCAAGTC		TCCATGTGCCTGTAGTTGAGTG		AF035252
<i>GmCAB3</i>	CAGATATTCAGTGAGGGTGGG		CTGGATAGATTGGGTCAGTCAC		NM_001248354
<i>GmMnSOD</i>	CTACGTCCGCAACTACAACA		CTGATAGGCTTGAGGTTATTCCAG		XM_003526765
<i>GmRbcS3</i>	GTTTGAGACTCTTTCCTACCTG		TAGCGTCCATCGTAGTATCCTG		AF303941.1
<i>GmPhyA</i>	AAATGTTGGAGGGTACTGACTTG		GTGAACTCAGCCATCTCAAGA		NM_001251357
<i>GmGST</i>	GAAATCCCTTGTTGCCTTCAG		TTCTTCTCCCTTTGATGTCCA		AY382831.1
Caruru					
<i>BvELF-1α</i>	ACGGTTATGCTCCAGTCCTC		CTTGGTGGGAATCATCTTAACGA		XM_010671358.2
<i>BvAPX</i>	AATCAAGGACTGGAGGACCC		TGGTAGAAGTCAGCGTAAGAG		XP_010689420.1
<i>AcCAT</i>	CTAATCCGAGCATTCAAGCC		AAGTGTGAACTCCAGATCCA		KP710221.1
<i>AhSOD<sup>Cu-Zn</sup></i>	GATAGCCAGATTCCTCTTTCAG		AATACCGCAAGCAATTCTTCC		GQ422752.1
<i>BvPhyA</i>	CGGTAATTGGGATTGGAAGT		TGTGGATGATCGCATAGAAAGG		XM_010681889.2
<i>AhRbcS3</i>	CGTTACCAGGAAGAGCAATGAC		TAGAGGTGGAAGGTAAGACAAGG		AF150667.1
<i>AhNF-YC</i>	GATGTTTCGTATGATTTCCGCT		GTCCTACGCTTATTCTCTTCAG		Palmeros-Suárez et al., 2015

### 4.3 Resultados e Discussão

Para a variável CLO, analisando-se as combinações de plantas de soja e caruru em SE, verificou-se que, o desvio observado da reta da PR foi representado por linha próxima à reta hipotética para soja, tanto no tratamento CC, como em DH; enquanto, para caruru os desvios observados das retas da PR foram representados por linhas côncavas em ambos os tratamentos (Figura 8).

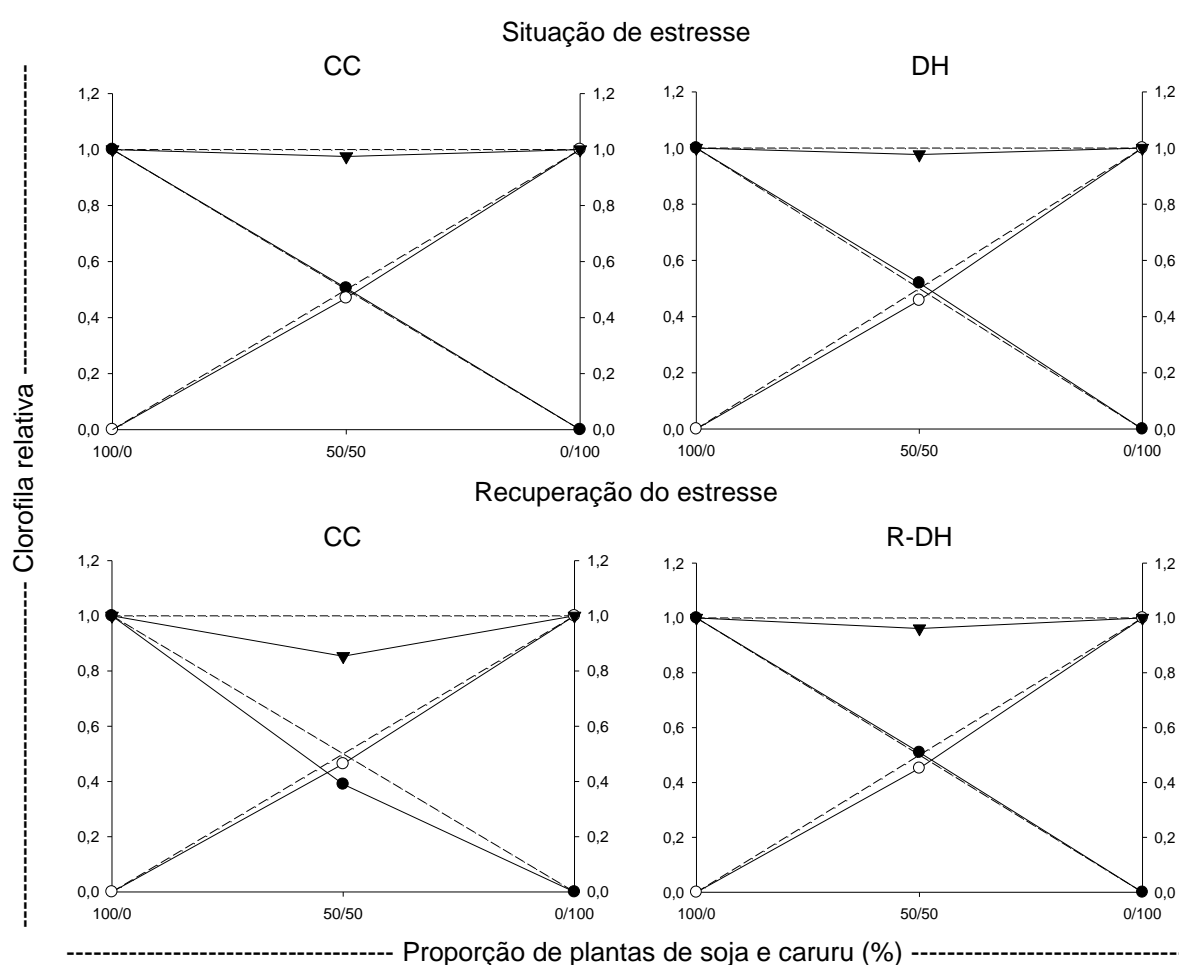


Figura 8 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para clorofila de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Na avaliação após RE, observou-se para as plantas de soja, que os desvios da reta da PR para os tratamentos CC e R-DH foram representados por linha

côncava e próxima a reta hipotética. Já, para caruru o desvio observado da reta da PR foi representado por linhas côncavas em ambos os tratamentos (Figura 8).

Para a variável CLO, em geral, independente do regime hídrico utilizado, a planta daninha cururu ( $C_4$ ) apresentou menor habilidade competitiva que a cultura da soja, que não sofreu interferência do competidor. O teor de CLO, EST e AF do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* L.), espécie  $C_3$ , não foram influenciados pela convivência com as plantas daninhas  $C_4$  caruru-de-mancha (*Amaranthus viridis* L.) e tiririca (*Cyperus rotundus* L.) ou  $C_3$  picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e maria-pretinha (*Solanum americanum* Mill.) (SILVA et al., 2010).

Para a variável EST de plantas de soja e caruru em convivência, em ambos os tratamentos em SE, verificou-se que, o desvio observado da reta da PR foi representado por linha convexa para a cultura e planta daninha (Figura 9). Nesta situação observou-se que, independente da rota fotossintética e regime hídrico utilizado, as espécies apresentaram competitividade similar. Cultivares com maiores velocidades de incremento de área foliar, estatura, massa da matéria seca da parte aérea, maior cobertura do solo e interceptação de luz pelo dossel apresentaram maior habilidade competitiva com as plantas daninhas (FLECK et al., 2003).

Para EST quando avaliada na RE, verificou-se que os desvios observados da reta da PR para a cultura da soja em ambos os tratamentos testados foram representados por linha próxima à reta hipotética; enquanto, para caruru os desvios observados da reta da PR foram representados por linha próxima à reta hipotética no tratamento CC e por linhas côncavas na R-DH (Figura 9). Neste caso observou-se que, a cultura da soja não foi afetada pela presença do competidor, influenciando em menor grau o caruru após período sob estresse hídrico.

De modo semelhante, as PR's de soja competindo com pé-de-galinha (*Eleusine indica* (L.) Gaertn.) apresentaram valores próximos aos da reta hipotética, evidenciando ausência de interferência de uma planta sobre a outra para essa variável (WANDSCHEER et al., 2013b). Plantas de milhã (*Digitaria ciliaris* Retz.) convivendo com arroz (*Oryza sativa* L.) ou soja apresentaram PR's menores do que os valores da reta hipotética, confirmando o prejuízo à planta daninha provocado pela competição, bem como sua baixa habilidade competitiva (AGOSTINETTO et al., 2013). Resultado diferente do obtido neste trabalho foi relatado por Bianchi et al. (2011), em que a competição com nabo (*Raphanus sativus* L.) na fase vegetativa da soja reduziu a EST, o comprimento dos ramos e a produtividade de grãos da cultura.

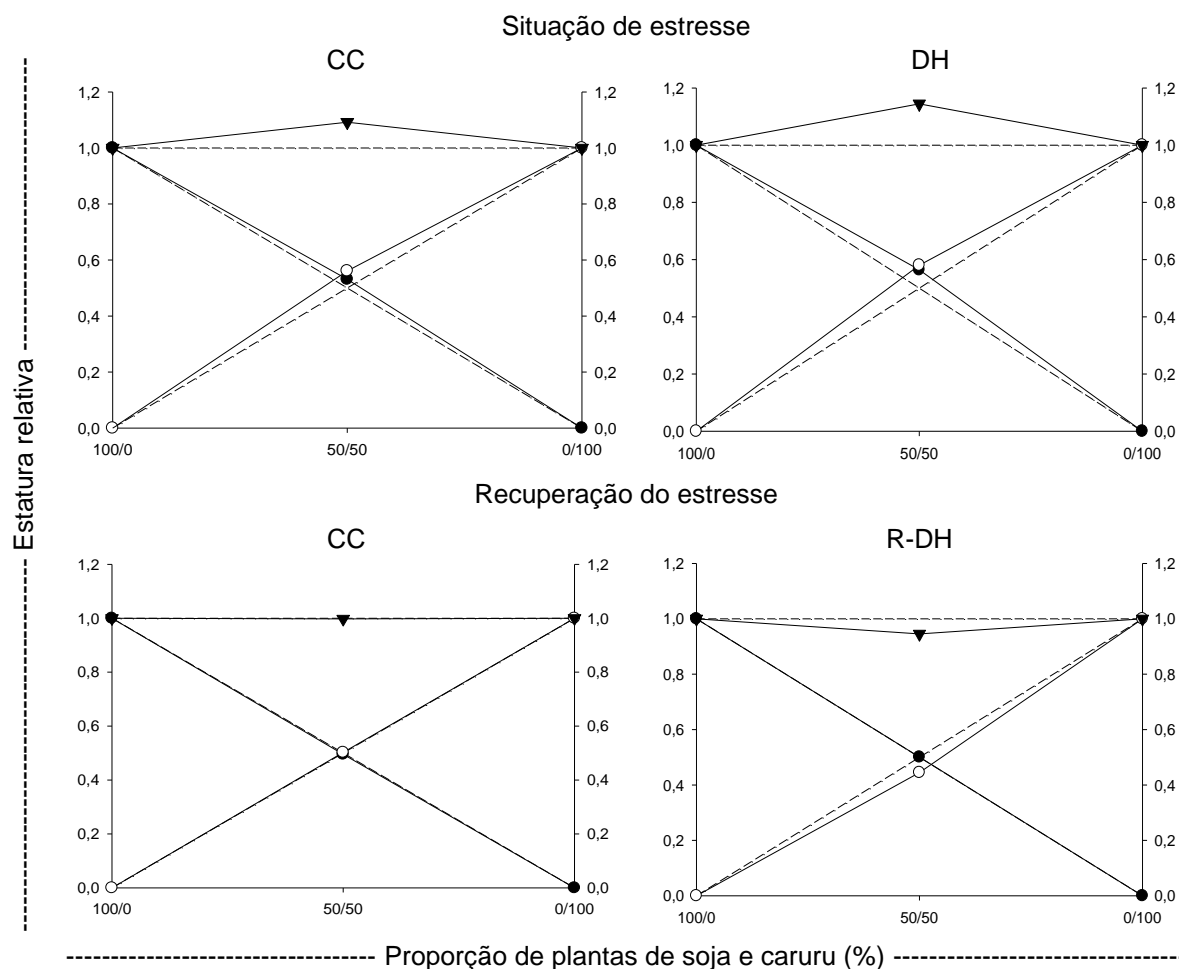


Figura 9 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Para a variável AF das plantas em SE, foi observado que o desvio obtido da reta da PR foi representado por linhas convexas para a cultura da soja em ambos os tratamentos avaliados, enquanto que, para caruru o desvio foi representado por linha convexa no tratamento CC e por linha côncava sob DH (Figura 10). Assim, observou-se que, houve redução da área foliar da planta daninha  $C_4$  sob déficit hídrico, não acarretando nenhum prejuízo a cultura  $C_3$ . Resultado similar a este foi constatado para competição entre trigo e azevém (*Lolium multiflorum* L.), em que se observou redução da AF e MSPA da planta daninha (FRAGA et al., 2013; RIGOLI et al., 2008).

Na RE o desvio observado da reta da PR para AF foi representado por linhas convexas para a cultura da soja e côncava para caruru no tratamento CC; porém, no

tratamento R-DH observaram-se linhas côncavas para ambas as espécies (Figura 10). Sob condições de CC a cultura apresentou-se mais competitiva que o caruru, enquanto que, após período sob irrigação deficitária constatou-se redução da variável para ambas as espécies.

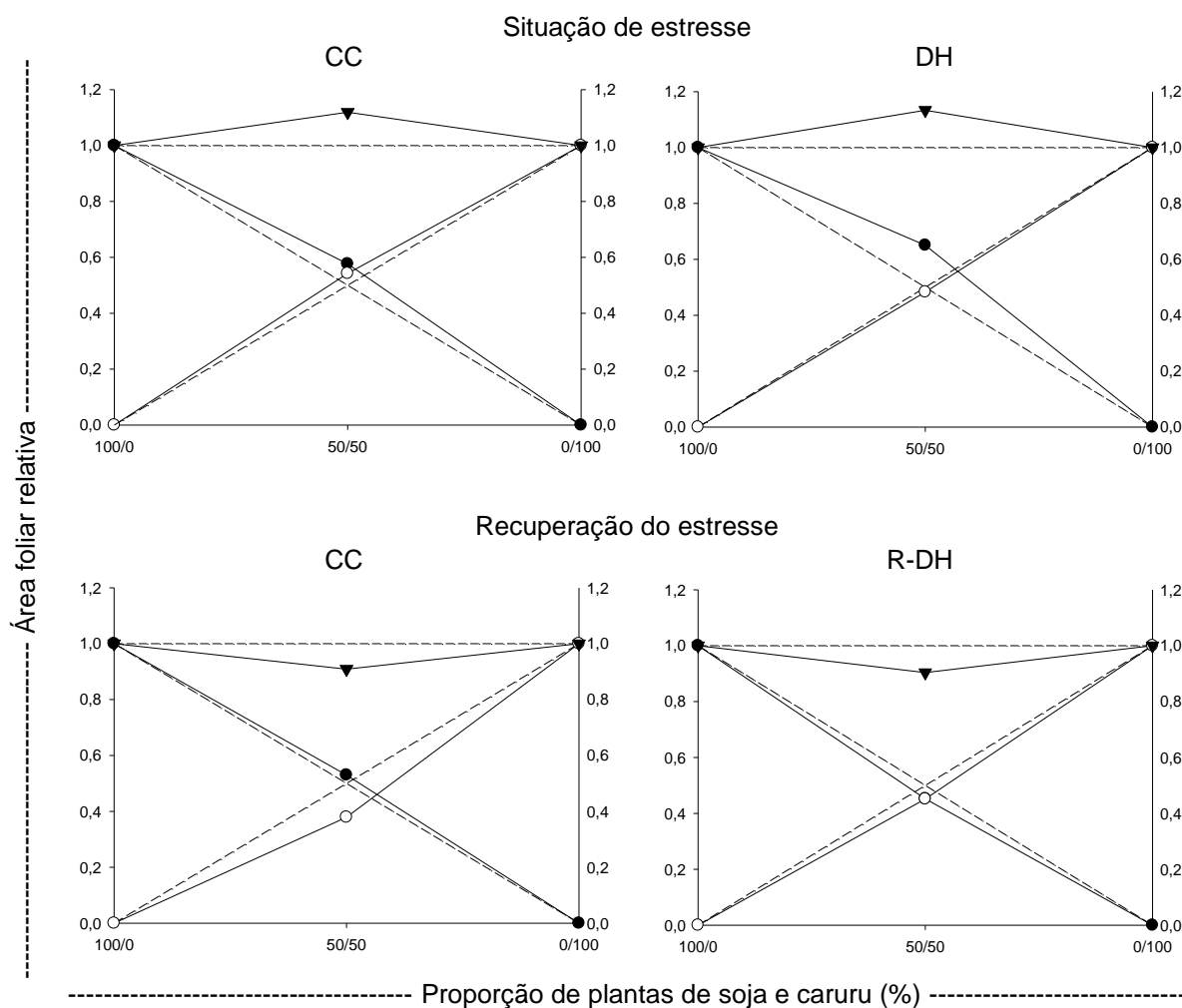


Figura 10 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Em trabalho avaliando a habilidade competitiva de cultivares de cevada convivendo com azevém, verificou-se a presença de linhas côncavas para as variáveis AF e MS, indicando que ocorreu competição pelos mesmos recursos do ambiente, havendo prejuízo mútuo para o crescimento tanto da cultura quanto do

competidor (GALON et al., 2011). Os mesmos autores observaram ainda que, a presença da planta daninha reduziu o afilhamento, a área foliar e a massa seca da cultura, demonstrando elevada habilidade competitiva pelos recursos disponíveis.

Para a variável MS, em relação às combinações de plantas em SE e RE, observou-se que o desvio observado da PR foi representado por linhas convexas para a cultura da soja e caruru em todos os tratamentos, exceto para caruru no tratamento CC na RE (Figura 11). Em geral, verificou-se que para a variável MS, independente do regime hídrico utilizado, a cultura da soja, com ciclo C<sub>3</sub>, apresentou habilidade competitiva similar à planta daninha C<sub>4</sub>, exceto no tratamento CC na RE, em que apresentou competitividade superior ao caruru.

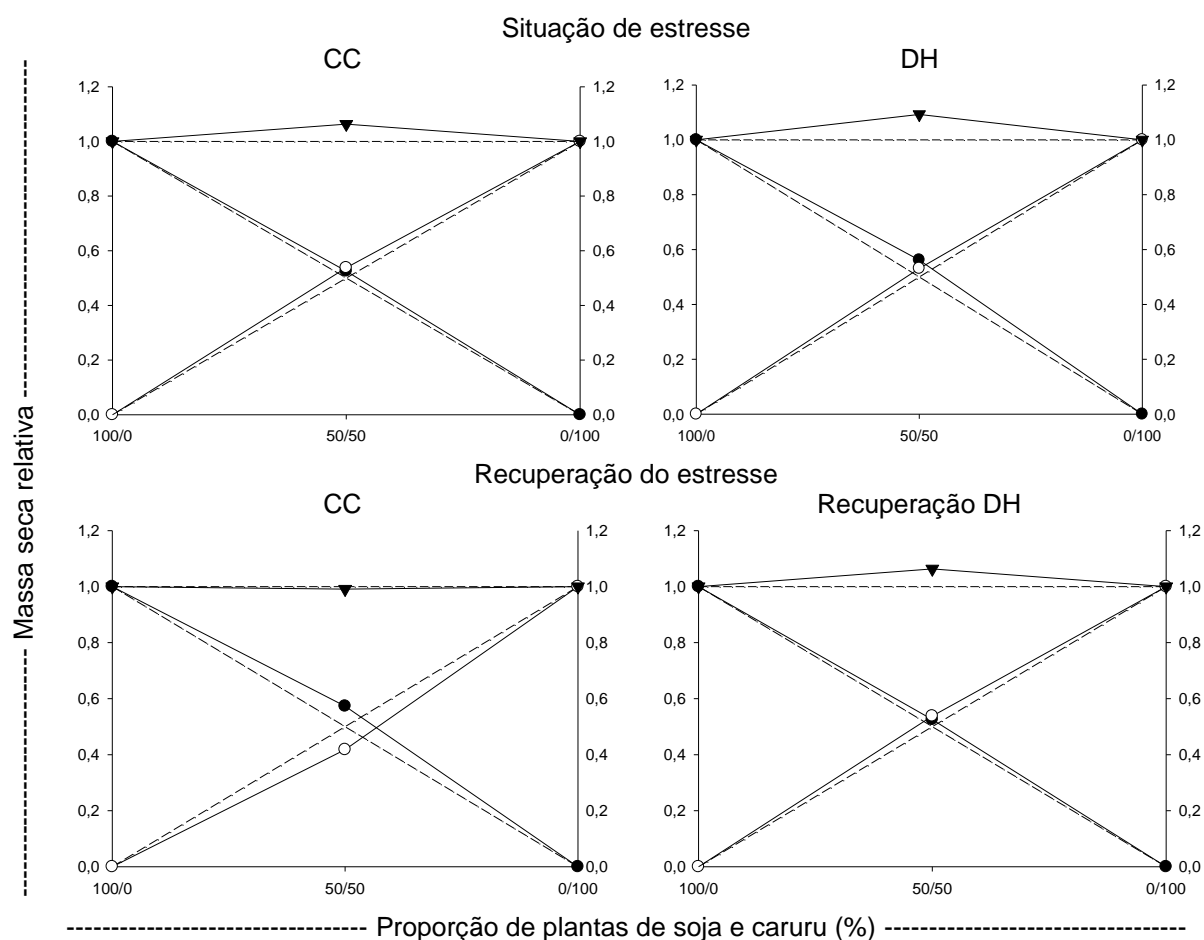


Figura 11 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Em trabalho para avaliar a competitividade relativa de soja com arroz-vermelho (*Oryza spp.*) observou-se que a competição da cultura com a planta daninha ocasionou aumento da matéria seca da parte aérea das plantas de soja (MORAES et al., 2009). Com incremento da densidade de centeio e trigo em convivência, a MS das raízes decresceu 64 e 49%, respectivamente (FAR et al., 2017). Em adição os autores observaram que a MS do centeio reduziu 37, 47 e 33% sob condições de DH e, competição inter e intraespecífica, respectivamente.

Na competição de soja, corda-de-viola e leiteira, a cultura teve sua MS reduzida mais intensamente pela presença da corda-de-viola do que pela leiteira (RIZZARDI et al., 2004). Resultado similar foi observado por Juan et al. (2003), em que a presença de *Euphorbia dentata* (Michx) causou redução de 57% na MS da cultura da soja. Plantas de milho se beneficiaram da convivência com soja, aumentando a MS da parte aérea e radicular, AF e CLO (CARATTI et al., 2016).

Em SE as diferenças relativas entre as retas observadas (DPR) e as esperadas apresentaram diferenças para as variáveis EST e AF da cultura em ambos os tratamentos CC e DH, enquanto que para MS da soja observou-se significância somente no tratamento sob DH; para caruru observou-se diferenças para CLO, EST e MS em ambos os tratamentos analisados em SE (Tabela 29). Para a PRT em SE, observou-se diferença nas variáveis EST e AF para ambos os tratamentos estudados, indicando valores maiores que um, isto é, não há competição pelos recursos do ambiente entre as espécies.

A associação entre a cultura da soja com plantas de corda-de-viola e leiteira resultou em benefício mútuo entre a cultura e a planta daninha, para ambas as associações, o que pode estar associado ao fato da quantidade de recursos disponíveis para as espécies ter sido o suficiente para evitar a competição (RIZZARDI et al., 2004). Entretanto, em proporções iguais de plantas de trigo competindo com azevém e/ou nabo, a cultura apresentou-se mais competitiva em relação ao azevém, porém, menos quando em associação com nabo, visto que ambas ocupam o mesmo nicho (RIGOLI et al., 2008). A redução no crescimento de espécies, por competição intra ou interespecífica resulta da competição espacial entre plantas que ocupam o mesmo espaço (ZANINI; SANTOS, 2004).

Analisando-se a DPR da soja na RE, verificou-se diferença somente para variável CLO no tratamento CC (Tabela 29). Para a DPR do caruru, competindo com a cultura da soja verificou-se diferença para a variável AF em ambos os tratamentos



estudados; para EST observou-se diferença somente para a R-DH das plantas; e, para MS verificou-se diferença somente para a CC. Para a PRT na RE constatou-se diferença na variável AF em ambos os tratamentos estudados e, para CLO verificou-se diferença somente no tratamento CC, indicando valores inferiores a um, ou seja, houve antagonismo entre as espécies.

Tabela 29 - Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis clorofila, estatura, área foliar, massa seca da parte aérea e produtividade relativa total (PRT), na proporção de 50:50 (%) de plantas de soja associadas com plantas de caruru, conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Variável	Situação de estresse		Recuperação do estresse	
	CC 45 DAT	DH	CC 55 DAT	R-DH
Clorofila (CLO)				
DPR <sub>soja</sub>	0,01 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	0,02 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	-0,11 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,01 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	-0,03 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	-0,04 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	-0,04 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,05 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>
PRT	0,98 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	0,98 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,85 ( $\pm 0,03$ ) <sup>*</sup>	0,96 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>
Estatura (EST)				
DPR <sub>soja</sub>	0,03 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	0,06 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	-0,00 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	0,00 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,06 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,08 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	0,00 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,06 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>
PRT	1,09 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	1,14 ( $\pm 0,03$ ) <sup>*</sup>	1,00 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,95 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
Área foliar (AF)				
DPR <sub>soja</sub>	0,08 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,13 ( $\pm 0,03$ ) <sup>*</sup>	-0,05 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	-0,05 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,04 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,02 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,05 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	-0,05 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>
PRT	1,12 ( $\pm 0,03$ ) <sup>*</sup>	1,11 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,90 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,90 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>
Massa seca da parte aérea (MS)				
DPR <sub>soja</sub>	0,03 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	0,03 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	0,03 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,04 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	-0,06 ( $\pm 0,01$ ) <sup>*</sup>	-0,06 ( $\pm 0,02$ ) <sup>*</sup>	-0,03 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
PRT	1,06 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	1,00 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,97 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	1,00 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>

<sup>ns</sup> Não significativo e <sup>\*</sup> significativo, em relação a reta hipotética, pelo teste "t" ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Quando  $PRT < 1$  há antagonismo mútuo entre as espécies que estão competindo pelos recursos do ambiente (HARPER, 1977). A PRT resultou em linhas côncavas para AF e MS de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) e picão-preto em convivência (GALON et al., 2017b), indicando haver concorrência pelos mesmos recursos no meio, com prejuízo mútuo ao crescimento da cultura e do concorrente. Frequentemente perdas podem ser observadas mesmo nas menores proporções de plantas daninhas, o que indica que isso pode causar danos à cultura, mesmo em baixas populações, como observado na cultura da soja na presença de nabo ou

cevada sob a influência de azevém (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c; GALON et al., 2011).

Considera-se que a soja seja mais competitiva que o caruru quando  $CR > 1$ ,  $K_{soja} > K_{caruru}$  e  $C > 0$  (HOFFMAN; BUHLER, 2002) e, como critério para comprovar sua superioridade competitiva, a ocorrência de diferenças em pelo menos dois desses índices (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c). Desse modo, em SE observou-se que a cultura da soja com ciclo  $C_3$  demonstrou competitividade equivalente à planta daninha ( $C_4$ ) comparando-se os tratamentos CC e DH. Nesta situação, em CC verificou-se significância somente para a variável AF e, sob DH, para CLO e MS, corroborando em parte com os resultados da análise gráfica (Tabela 30). Em RE observou-se significância somente para MS no tratamento R-DH, indicando que soja e caruru apresentam competitividade similar.

Tabela 30 - Índices de competitividade entre soja e caruru avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH), expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C). FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2016.

Índices	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	CC	DH	CC	R-DH
Clorofila (CLO)				
CR	1,08 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	1,14 ( $\pm 0,02$ )*	0,84 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	1,17 ( $\pm 0,13$ ) <sup>ns</sup>
$K_{soja}$	1,03 ( $\pm 0,10$ ) <sup>ns</sup>	1,08 ( $\pm 0,02$ )*	0,64 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	1,04 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>
$K_{caruru}$	0,89 ( $\pm 0,02$ )	0,84 ( $\pm 0,03$ )	0,87 ( $\pm 0,06$ )	0,87 ( $\pm 0,16$ )
C	0,03 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,01$ )*	-0,07 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>
Estatura (EST)				
CR	0,95 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,97 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,99 ( $\pm 0,09$ ) <sup>ns</sup>	1,13 ( $\pm 0,08$ ) <sup>ns</sup>
$K_{soja}$	1,14 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	1,31 ( $\pm 0,09$ ) <sup>ns</sup>	1,00 ( $\pm 0,11$ ) <sup>ns</sup>	1,02 ( $\pm 0,10$ ) <sup>ns</sup>
$K_{caruru}$	1,29 ( $\pm 0,08$ )	1,39 ( $\pm 0,06$ )	1,02 ( $\pm 0,07$ )	0,81 ( $\pm 0,04$ )
C	-0,03 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	-0,02 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	-0,01 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>
Área foliar (AF)				
CR	1,06 ( $\pm 0,02$ )*	1,32 ( $\pm 0,10$ ) <sup>ns</sup>	1,02 ( $\pm 0,08$ ) <sup>ns</sup>	1,01 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>
$K_{soja}$	1,37 ( $\pm 0,09$ )*	1,76 ( $\pm 0,21$ ) <sup>ns</sup>	0,84 ( $\pm 0,09$ ) <sup>ns</sup>	0,84 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>
$K_{caruru}$	1,19 ( $\pm 0,08$ )	0,94 ( $\pm 0,06$ )	0,81 ( $\pm 0,04$ )	0,83 ( $\pm 0,05$ )
C	0,03 ( $\pm 0,01$ )*	0,15 ( $\pm 0,04$ )*	0,01 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	0,00 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>
Massa seca da parte aérea (MS)				
CR	0,98 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	1,27 ( $\pm 0,02$ )*	1,22 ( $\pm 0,14$ ) <sup>ns</sup>	1,12 ( $\pm 0,03$ )*
$K_{soja}$	1,13 ( $\pm 0,12$ ) <sup>ns</sup>	1,29 ( $\pm 0,08$ )*	1,21 ( $\pm 0,23$ ) <sup>ns</sup>	1,13 ( $\pm 0,09$ )*
$K_{caruru}$	1,17 ( $\pm 0,05$ )	0,80 ( $\pm 0,03$ )	0,78 ( $\pm 0,06$ )	0,90 ( $\pm 0,06$ )
C	-0,01 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,12 ( $\pm 0,01$ )*	0,09 ( $\pm 0,06$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,01$ )*

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam os erros padrões das médias.

Resultados similares aos encontrados neste trabalho foram relatados por Lamego et al. (2013) avaliando a habilidade competitiva de cultivares de trigo com azevém e nabo. Utilizando os três índices para definir competitividade verificou-se que, o sorgo foi mais competitivo que a planta daninha sorgo (*Sorghum halepense* L.) (HOFFMAN; BUHLER, 2002); capim-arroz (*Echinochloa* spp.) sobressaiu-se em relação ao arroz irrigado (AGOSTINETTO et al., 2008); azevém foi mais competitivo que cevada (GALON et al., 2011); e, feijão apresentou maior habilidade competitiva que picão-preto (GALON et al., 2017b).

Para a cultura da soja em SE constatou-se efeito simples dos fatores regime hídrico e proporção de plantas para as variáveis EST e AF; observou-se efeito simples do fator regime hídrico para MS; e, para clorofila CLO não se verificou significância estatística (Tabela 31). Verificou-se efeito simples de ambos os fatores para EST e CLO da planta daninha e, efeito do regime hídrico para AF e MS do caruru. Na RE das plantas observou-se interação entre os fatores analisados para CLO da soja; efeito simples do regime hídrico para as variáveis AF e MS e, não se observou significância estatística para EST (Tabela 31). Evidenciou-se efeito simples do fator proporção de plantas para AF e MS da planta daninha e para EST e CLO não se verificou significância estatística.

Verificou-se maior EST e AF da soja em SE quando bem irrigada (CC) e na presença de caruru (50:50), indicando que, houve tendência da competição intraespecífica ser mais prejudicial a cultura em ambos os regimes hídricos utilizados, sendo mais pronunciado sob déficit hídrico (Tabela 31). Já, para a MS da soja, constatou-se somente que a condição na CC foi superior em relação ao DH, independente da proporção de plantas. Para caruru em SE observou-se redução da CLO e incremento da EST em mistura com a soja e, o DH reduziu a CLO, EST, AF e MS das plantas comparado à CC. Dessa forma pode-se inferir que, a competição não interferiu nas variáveis analisadas do caruru, observando-se redução das mesmas quando sob irrigação deficitária.

Resultados semelhantes foram encontrados para trigo e azevém, em que a competição intraespecífica foi mais prejudicial à cultura (FRAGA et al., 2013). Analisando o crescimento de erva-de-touro (*Tridax procumbens* L.), espécie C<sub>3</sub>, em competição com soja observou-se que, mesmo sob deficiência hídrica temporária a cultura apresentou maior EST, AF e MS comparada à planta daninha, verificando-se também maior competição intraespecífica da cultura (VIVIAN et al., 2013).

Tabela 31 - Resposta da cultura da soja à interferência de caruru avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação de estresse			Recuperação do estresse		
	CC	DH	Média	CC	R-DH	Média
CLO (SPAD)						
100% Soja	31,08 <sup>NS</sup>	29,88		37,58 Aa	28,56 Ab	
50% Soja	31,39	31,02		29,30 Ba	29,10 Aa	
C.V. (%)	7,00			6,89		
100% Caruru	36,14	32,72	34,43 A <sup>1</sup>	34,46 <sup>NS</sup>	31,20	
50% Caruru	33,98	29,95	31,97 B	31,98	28,20	
Média	35,06 a <sup>2</sup>	31,34 b				
C.V. (%)	5,41			10,99		
EST (cm)						
100% Soja	35,94	28,90	32,42 B	39,05 <sup>NS</sup>	39,49	
50% Soja	38,19	32,62	35,41 A	38,68	39,55	
Média	37,07 a	30,76 b				
C.V. (%)	4,74			9,77		
100% Caruru	33,50	29,67	31,59 B	38,48 <sup>NS</sup>	38,61	
50% Caruru	37,58	34,44	36,01 A	38,68	34,35	
Média	35,54 a	32,06 b				
C.V. (%)	3,41			7,07		
AF (cm <sup>2</sup> planta <sup>-1</sup> )						
100% Soja	220,31	132,73	176,52 B	289,98	241,28	265,63 A
50% Soja	254,08	172,70	213,39 A	307,34	218,24	262,79 A
Média	237,20 a	152,72 b		298,66 a	229,76 b	
C.V. (%)	7,58			8,92		
100% Caruru	232,25	190,10	211,18 A	297,38	293,56	295,47 A
50% Caruru	252,02	183,64	217,83 A	225,45	265,10	245,28 B
Média	242,14 a	186,87 b		261,42 a	279,33 a	
C.V. (%)	5,67			7,89		
MS (g planta <sup>-1</sup> )						
100% Soja	2,35	1,72	2,04 A	2,97	2,58	2,78 A
50% Soja	2,47	1,94	2,21 A	3,40	2,74	3,07 A
Média	2,41 a	1,83 b		3,19 a	2,66 b	
C.V. (%)	8,71			15,23		
100% Caruru	4,22	3,22	3,72 A	4,72	4,67	4,70 A
50% Caruru	4,54	3,42	3,98 A	3,95	4,40	4,18 B
Média	4,38 a	3,32 b		4,34 a	4,54 a	
C.V. (%)	7,61			8,23		

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

A produtividade do feijão foi reduzida 63 e 65% pelo estresse por seca e competição com plantas daninhas, respectivamente, sendo a espécie acelga (*Beta maritima* L.) a que se apresentou mais competitiva com a cultura (PARREIRA et al., 2015). Os mesmos autores constataram que, a cultura do feijão foi mais sensível ao estresse abiótico comparado à interação cultura planta daninha.

Para a cultura da soja em monocultivo observou-se maior teor de CLO no tratamento CC na fase de RE e, em geral, redução da CLO, AF e MS no tratamento R-DH, independente da proporção de plantas (Tabela 31). Observa-se que, mesmo após retornar as condições de irrigação adequadas, a soja apresentou redução das variáveis morfofisiológicas devido ao estresse causado por um período de irrigação deficitária. Em geral, para caruru na RE houve redução da AF e MS quando em convivência com a soja indicando que, nesta fase a competição interespecífica foi prejudicial a planta daninha, causando redução nas variáveis morfológicas, independente do regime hídrico adotado.

A produtividade de soja foi reduzida na presença de carrapichão (*Xanthium strumarium* L.) em 12 e 29% quando sob déficit hídrico e irrigada, respectivamente (MORTENSEN; COBLE, 1989). O estresse hídrico causou maior redução no crescimento da soja que o convívio com fedegoso (*Senna obtusifolia* L.) sendo que, a competição interespecífica diminuiu a duração da AF da cultura em condições bem irrigadas, reduzindo a duração da AF e taxa de assimilação líquida da planta daninha (PATTERSON, 1986). A interferência de corda-de-viola (*Ipomoea hederacea* L.) e carrapichão, ou ambos causaram redução na produção de 21, 57 ou 64% na soja com irrigação e 12, 60 e 76% sem irrigação, respectivamente (MOSIER; OLIVER, 1995).

Em trabalho realizado para avaliar a interferência de caruru (*Amaranthus retroflexus* L.) em algodão verificou-se que, a estatura e o diâmetro do caule da cultura foram reduzidos com o incremento da densidade da planta daninha (MA et al., 2015). Os mesmos autores observaram que, o efeito da competição intraespecífica para caruru foi dependente da densidade de plantas, havendo incremento da MS da planta daninha com o aumento do número de plantas. Houve redução da EST, AF e MS de plantas de algodão em situação de restrição hídrica comparada a bem irrigada (PACE et al., 1999). Observou-se maior AF e MS da soja comparada ao desmódio (*Desmodium tortuosum* Sw.) sob capacidade de campo,

enquanto que, sob estresse hídrico a planta daninha apresentou melhor desempenho que a cultura (GRIFFIN et al., 1989).

Analisando-se os parâmetros fotossintéticos para a cultura da soja em SE, constatou-se interação entre os fatores regime hídrico e proporção de plantas para as variáveis fotossíntese líquida (A), taxa de transpiração (E) e eficiência da carboxilação (CE) (Tabelas 32 e 33). Verificou-se efeito simples de ambos os fatores para condutância estomática (Gs) e eficiência do uso da água (EUA) da soja e, não se observou significância para concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci). Para caruru denotou-se interação entre os fatores estudados para os parâmetros Ci e CE; para a variável A observou-se somente efeito do fator regime hídrico e, para Gs, E e EUA não se observou significância estatística para nenhum dos fatores estudados.

Na RE das plantas de soja observou-se efeito simples de ambos os fatores avaliados para Gs; observou-se efeito do regime hídrico para as variáveis A, E, CE e EUA; e, para Ci não se observou significância (Tabelas 32 e 33). Verificou-se interação entre os fatores estudados para EUA da planta daninha; efeito simples de ambos os fatores para A e Ci; para CE observou-se efeito simples do fator regime hídrico; e, para Gs e E não se verificou significância estatística para caruru.

Em SE, observou-se para soja, maior A quando em monocultivo e na condição CC, sendo esta 30% superior ao DH na mesma proporção de plantas; constatou-se valores superiores de CE em monocultivo e na condição de CC; para Gs e E observou-se redução quando em monocultivo e DH, no entanto, houve incremento da EUA da soja em monocultivo e DH, sendo esta 30% superior à mistura com caruru, sob mesmo regime hídrico (Tabelas 32 e 33). Os resultados indicam que, em geral, o DH influenciou negativamente nos parâmetros fotossintéticos da soja.

Resultado similar para EUA, com incremento da variável em plantas C<sub>3</sub> sob condição de DH foi relatado por Oliveira (2017). Isso ocorre porque, durante os estágios iniciais de déficit hídrico há o fechamento estomático, resultando no incremento da EUA e redução da taxa transpiratória (AKRAM et al., 2013; CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009). A EUA decresceu 17% em trigo e aumentou 34% em centeio sob incremento do DH, sendo que, a EUA em trigo e centeio reduziu 57 e 81% sob competição interespecífica, respectivamente (FAR et al., 2017). Em adição os autores salientam que, o estresse hídrico reduziu a fotossíntese foliar, elevando o requerimento de açúcares para o ajuste osmótico celular, reduzindo os assimilados

disponíveis e o crescimento das raízes. Características fisiológicas de plantas de soja como A, E, GS e EUA, bem como a MS da parte aérea foram negativamente afetadas pela competição com braquiária (*Urochloa brizantha* Stapf) e picão-preto e, o incremento da densidade dessas (FERREIRA et al., 2015).

Tabela 32 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse			Recuperação do estresse		
	CC	DH	Média	CC	R-DH	Média
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )						
100% Soja	12,22 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	8,11 Ab		15,63	8,76	12,20 A
50% Soja	9,43 Ba	8,15 Aa		14,31	9,58	11,95 A
Média				14,97 a	9,17 b	
C.V. (%)	9,01			6,27		
100% Caruru	8,18	7,17	7,68 A	10,41	8,87	9,64 B
50% Caruru	8,37	6,62	7,50 A	13,52	10,00	11,76 A
Média	8,28 a	6,90 b		11,97 a	9,44 b	
C.V. (%)	6,23			10,98		
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )						
100% Soja	0,169	0,103	0,136 B	0,257	0,121	0,189 A
50% Soja	0,294	0,188	0,241 A	0,207	0,099	0,153 B
Média	0,232 a	0,146 b		0,232 a	0,110 b	
C.V. (%)	16,13			9,82		
100% Caruru	0,120 <sup>NS</sup>	0,108		0,091 <sup>NS</sup>	0,096	
50% Caruru	0,119	0,094		0,085	0,091	
C.V. (%)	16,28			9,37		
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )						
100% Soja	282,25 <sup>NS</sup>	284,00		194,25 <sup>NS</sup>	202,50	
50% Soja	332,50	306,75		184,00	178,33	
C.V. (%)	9,45			12,17		
100% Caruru	273,50 Aa	318,00 Aa		188,50	191,50	190,00 B
50% Caruru	221,25 Ab	276,50 Ba		176,67	233,00	204,84 A
Média				182,59 b	212,25 a	
C.V. (%)	10,82			11,14		

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F (5%). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Para o caruru, em SE, observou-se redução da A sob DH, independente da proporção de plantas (Tabela 32 e 33), menor Ci e maior CE quando em mistura

com soja e sob CC. Dessa forma pode-se inferir que, o DH influenciou negativamente na A e CE do caruru. Em trabalho realizado com plantas de arroz (C<sub>3</sub>), arroz-vermelho (C<sub>3</sub>) e capim-arroz (C<sub>4</sub>) observou-se redução de aproximadamente 20% na A das três espécies em déficit hídrico sendo que, o capim-arroz manteve a taxa fotossintética 44% maior que as plantas C<sub>3</sub> sob condições de seca (OLIVEIRA, 2017). A fotossíntese geralmente decresce durante exposição da planta ao estresse hídrico (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009).

Tabela 33 - Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja e caruru em competição, avaliados em conduzido em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse			Recuperação do estresse		
	CC	DH	Média	CC	R-DH	Média
<b>E (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>						
100% Soja	2,92 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	1,56 Bb		6,54	4,52	5,53 A
50% Soja	4,46 Aa	2,24 Ab		5,89	4,36	5,12 A
Média				6,22 a	4,44 b	
C.V. (%)	9,50			16,15		
<b>CE (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>						
100% Caruru	1,63 NS	1,32		1,95 NS	1,99	
50% Caruru	1,57	1,44		1,77	2,08	
C.V. (%)	15,59			13,62		
<b>EUA (μmol CO<sub>2</sub> mmol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>)</b>						
100% Soja	0,044 Aa	0,029 Ab		0,081	0,043	0,062 A
50% Soja	0,029 Ba	0,027 Aa		0,078	0,057	0,068 A
Média				0,080 a	0,050 b	
C.V. (%)	14,17			14,55		
100% Caruru	0,030 Aa	0,026 Aa		0,056	0,047	0,052 A
50% Caruru	0,039 Aa	0,021 Bb		0,077	0,042	0,060 A
Média				0,067 a	0,044 b	
C.V. (%)	15,41			17,88		

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F (p≤0,05). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).



Para RE observou-se, para soja, menor  $G_s$  quando em mistura com caruru e na R-DH; as variáveis A, E, CE e EUA da soja foram reduzidos quando na R-DH, independente da proporção de plantas (Tabela 32 e 33). Verificou-se para caruru incremento de A, CE e EUA em CC, enquanto que para  $C_i$  os maiores valores foram observados na R-DH e em competição com a soja.

Os resultados indicam que, em geral, o período de recuperação do DH não foi suficiente para recuperação da cultura e planta daninha avaliado pelos parâmetros fotossintéticos. Como forma de evitar o estresse hídrico ou por alteração na qualidade da luz, provocados pela interferência das plantas daninhas, a planta tende a fechar os estômatos, acarretando redução das trocas gasosas e, conseqüentemente, da taxa fotossintética (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009; NASCIMENTO et al., 2011; FERREIRA et al., 2015).

As plantas  $C_4$  têm maior eficiência fotossintética que as  $C_3$ , porque processam uma via de fixação de carbono adicional e sua anatomia característica limita a fotorrespiração (TAIZ et al., 2017). Em adição, em plantas  $C_4$  em vez da rubisco, a enzima que catalisa a carboxilação primária em tecidos próximos a atmosfera externa é a fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase). O composto de 4 carbonos resultante flui para a região vascular onde é descarboxilado, liberando  $CO_2$ , sendo refixado pela rubisco pelo ciclo  $C_3$ . Este processo reduz a fotorrespiração tornando a concentração de  $CO_2$  mais próxima do sítio ativo da rubisco. O processo de fotorrespiração resulta em perda de até 50% de fixação de carbono devido à competição de  $O_2$  com  $CO_2$  no sítio catalítico da rubisco (OGREN, 1984). Quando há saturação da concentração de  $CO_2$  na folha, a capacidade fotossintética mantém-se inalterada e limita as reduções na produtividade das culturas (KORRES et al., 2016). Contudo, respostas fisiológicas ao estresse por seca são complexas e variam com a espécie de planta, o grau ou tempo da exposição à seca (BODNER et al., 2015).

Comparando-se o teor de pigmentos fotossintéticos para a soja em SE, constatou-se interação entre os fatores regime hídrico e proporção de plantas para as variáveis clorofila a (Cla) e clorofila total (Cltot); para clorofila b (Clb) observou-se efeito simples de ambos os fatores; e, para relação da clorofila a e b (A/B) verificou-se somente efeito do fator proporção de plantas (Tabela 34). Para Cla, Clb e Cltot do caruru denotou-se interação entre os fatores estudados e, para A/B observou-se efeito simples de ambos os fatores. Na RE observou-se interação entre os fatores estudados em plantas de soja e caruru para Cla, Clb, Cltot e A/B.

Tabela 34 - Teores de clorofila *a* (Cla), *b* (Clb), total (Cltot) e relação da clorofila *a* e *b* (A/B) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse			Recuperação do estresse	
	CC	DH	Média	CC	R-DH
Cla (mg g <sup>-1</sup> )					
100% Soja	7,51 A <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	6,77 Ba		9,20 Aa	6,77 Ab
50% Soja	6,49 Ab	8,56 Aa		6,30 Ba	6,25 Aa
C.V. (%)	9,49			8,10	
100% Caruru	3,75 Ba	3,40 Ba		4,75 Aa	1,77 Bb
50% Caruru	7,20 Aa	4,89 Ab		1,72 Bb	3,85 Aa
C.V. (%)	8,16			15,95	
Clb (mg g <sup>-1</sup> )					
100% Soja	1,07	1,15	1,11 A	1,58 Aa	0,65 Bb
50% Soja	0,65	0,84	0,74 B	1,04 Ba	0,75 Ab
Média	0,86 b	1,00 a			
C.V. (%)	6,04			3,21	
100% Caruru	0,30 Ba	0,23 Bb		0,35 Bb	1,07 Aa
50% Caruru	0,68 Aa	0,45 Ab		1,02 Aa	0,24 Bb
C.V. (%)	8,46			9,81	
Cltot (mg g <sup>-1</sup> )					
100% Soja	8,59 Aa	7,93 Ba		10,78 Aa	7,42 Ab
50% Soja	7,14 Ab	9,38 Aa		7,33 Ba	7,00 Aa
C.V. (%)	8,90			7,09	
100% Caruru	4,04 Ba	3,63 Ba		5,27 Aa	2,90 Bb
50% Caruru	7,88 Aa	5,33 Ab		2,74 Bb	4,42 Aa
C.V. (%)	7,80			12,33	
Relação A/B					
100% Soja	7,01	5,92	6,47 B	5,81 Ab	10,34 Aa
50% Soja	9,97	10,53	10,25 A	6,08 Ab	8,35 Ba
Média	8,49 a	8,22 a			
C.V. (%)	10,48			10,00	
100% Caruru	12,75	14,74	13,74 A	13,97 Aa	1,71 Bb
50% Caruru	10,60	10,93	10,77 B	1,69 Bb	12,02 Aa
Média	11,68 b	12,84 a			
C.V. (%)	7,69			19,59	

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Para soja em SE os maiores teores de Cla e Cltot foram observados quando em convivência com caruru e sob DH, sendo este incremento aproximadamente 20% superior ao monocultivo da soja, sob mesmo regime de irrigação para ambas variáveis (Tabela 34). Verificou-se redução da Clb em mistura com caruru e na CC

(independente da proporção de plantas), enquanto para A/B observou-se maiores valores no monocultivo da soja, independente do regime hídrico adotado. Constatou-se redução da Cla, Clb e Cltot do caruru em monocultivo e decréscimo ainda mais pronunciado sob DH. Para a relação A/B do caruru observou-se menores valores em mistura com a soja e em CC. Assim sugere-se que, a competição intraespecífica e o DH foram prejudiciais ao caruru, reduzindo os pigmentos fotossintéticos, enquanto que o DH incrementou as variáveis em soja.

Houve reduções das variáveis Cla, Clb e Cltot da soja em competição com azevém, em comparação ao monocultivo, indicando que a competição interespecífica foi mais pronunciada (AGOSTINETTO et al., 2016). Contudo, as variações decorrentes nos pigmentos fotossintéticos parecem ser intrínsecas de cada planta, devido à história evolutiva, sendo dependente de cada espécie, genótipo e ambiente (FUKUDA, 2013).

Na RE constatou-se redução da Cla e Cltot da soja em convivência com caruru, independente do regime hídrico, sendo observado os menores valores de Clb no tratamento R-DH, em ambas proporções de plantas e, houve redução da relação A/B da soja no tratamento CC, em ambas proporções de plantas (Tabela 34). Os resultados indicam que, houve redução do conteúdo de Cla e Cltot devido à competição interespecífica, enquanto que Ulguim et al. (2017) observaram que a competição com leiteira não interferiu no conteúdo de CLO e CRT em soja.

Para caruru na RE, observou-se redução da Clb e incremento da Cla, Cltot e A/B quando em monocultivo no tratamento CC enquanto que, na R-DH verificou-se incremento da Clb e redução da Cla, Cltot e A/B na mesma proporção de plantas (Tabela 34). Para caruru a competição interespecífica foi mais prejudicial na CC e, a intraespecífica no tratamento R-DH, reduzindo o teor de pigmentos fotossintéticos. Em trabalho realizado para avaliar a competição entre soja e leiteira observou-se que, a convivência com a cultura interferiu negativamente na fotossíntese da planta daninha, havendo redução de clorofilas e carotenoides (ULGUIM et al., 2017).

Analisando-se o estresse oxidativo para soja em SE, observou-se interação entre os fatores estudados para espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), extravasamento celular e prolina (PROL) e, para os teores de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) não se verificou significância estatística (Tabela 35). Já, para caruru em SE denotou-se interação entre os fatores para  $H_2O_2$ , TBARS, extravasamento e PROL. Na RE da soja constatou-se interação entre os fatores para  $H_2O_2$ , TBARS e PROL e,

extravasamento celular não se verificou significância, enquanto para caruru observou-se interação entre os fatores para as variáveis H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, TBARS, extravasamento e PROL.

Tabela 35 - Teores de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), TBARS, extravasamento de eletrólitos celulares e teor de prolina (PROL) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse		Recuperação do estresse	
	CC	DH	CC	R-DH
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (mM g <sup>-1</sup> MF)				
100% Soja	1,47 <sup>NS</sup>	1,75	1,74 Aa	1,55 Ab
50% Soja	1,71	1,79	1,08 Ba	0,95 Bb
C.V. (%)	10,24		5,39	
100% Caruru	1,29 A <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	1,72 Aa	1,22 Aa	1,01 Bb
50% Caruru	1,16 Ba	1,22 Ba	0,77 Bb	1,55 Aa
C.V. (%)	4,66		5,40	
TBARS (nM MDA g <sup>-1</sup> de MF)				
100% Soja	38,32 Aa	33,24 Bb	37,41 Ab	42,51 Aa
50% Soja	32,46 Bb	44,44 Aa	39,74 Aa	41,04 Aa
C.V. (%)	4,24		3,32	
100% Caruru	34,91 Ab	37,78 Aa	37,63 Aa	33,54 Ab
50% Caruru	31,82 Bb	38,02 Aa	33,51 Ba	33,77 Aa
C.V. (%)	2,82		2,88	
Extravasamento (%)				
100% Soja	30,40 Aa	29,91 Aa	29,87 <sup>NS</sup>	30,61
50% Soja	31,15 Aa	23,90 Bb	29,74	28,57
C.V. (%)	2,10		3,24	
100% Caruru	24,98 Bb	31,37 Aa	23,55 Ab	30,72 Aa
50% Caruru	27,47 Aa	29,00 Ba	25,71 Aa	24,76 Ba
C.V. (%)	3,72		6,31	
PROL (mg prolina g <sup>-1</sup> MF)				
100% Soja	0,189 Ba	0,218 Ba	0,133 Ab	0,291 Ba
50% Soja	0,304 Aa	0,267 Ab	0,134 Ab	0,467 Aa
C.V. (%)	6,78		12,07	
100% Caruru	0,207 Ab	0,236 Ba	0,174 Aa	0,144 Ba
50% Caruru	0,189 Ab	0,336 Aa	0,161 Ab	0,394 Aa
C.V. (%)	5,81		9,07	

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F (p≤0,05). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t (p≤0,05).

Verificou-se, em geral, para a cultura da soja em SE, menores valores de extravasamento celular e incremento de TBARS, quando sob DH e na presença de caruru (50:50) (Tabela 35). Observou-se cerca de 10% de incremento nos valores de PROL da soja quando em convivência com caruru, sob CC, comparada ao DH. Para caruru, também em SE observou-se aumento de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e do extravasamento no monocultivo do caruru e sob DH. Os maiores valores de TBARS e PROL foram observados no caruru em mistura e sob DH. Assim, pode-se inferir que, em geral, o DH elevou o estresse oxidativo em caruru, independente da proporção de plantas, não interferindo na cultura da soja.

A presença de plantas daninhas causou acúmulo de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> na primeira folha e tecidos radiculares em plantas de milho (AFIFI; SWANTON, 2012). Além disso, também há relato da baixa expressão de genes envolvidos na remoção de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em competição com canola (*Brassica napus* L.) e folhas-de-veludo (*Abutilon theophrasti* Medik.) (MORILES et al., 2012). Ainda, maior proporção de arroz-vermelho na associação com o arroz cultivado aumentou o teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e TBARS na cultura e, na maior proporção de arroz em associação com arroz-vermelho houve redução no teor das variáveis na planta daninha (NOHATTO, 2014).

Em RE foi observado para soja maior teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> quando em monocultivo e, principalmente na condição bem irrigada (tratamento CC), sendo cerca de 10% superior a R-DH na mesma proporção de plantas (Tabela 35). Ademais, observou-se aumento do conteúdo de TBARS da soja quando em monocultivo e R-DH. O maior conteúdo de PROL da soja foi verificado em mistura com caruru e na R-DH, sendo aproximadamente 40% superior ao monocultivo da soja, sob mesmo regime hídrico. Os resultados demonstram que, houve tendência da competição intraespecífica e a R-DH incrementaram o estresse oxidativo em soja.

O acúmulo de PROL em células vegetais tem sido sugerido como mecanismo de ajuste osmótico durante o estresse hídrico (FAHRAMAND et al., 2014), entretanto alguns autores sugerem que a prolina atua como estabilizador de estrutura celulares (SCHOBERT; TSCHESCHE, 1978), degradação de radicais livres (HAYAT, et al., 2012), componente da cascata de sinalização de estresse (WERNER; FINKELSTEIN, 1995) e constituinte de proteína da parede celular de plantas (LUM et al., 2014), estando ligada com a resposta a diversos estresses abióticos. Em trigo, os níveis de PROL na bainha de folhas aumentaram em resposta a escassez de água e desempenharam papel indicador de resistência a seca (KARAMANOS,

1995). Verificou-se em arroz, arroz-vermelho e capim-arroz incremento de 85% no conteúdo de PROL em plantas submetidas ao estresse hídrico, comparados a condições de capacidade de campo (OLIVEIRA, 2017).

Para caruru em RE verificou-se maior conteúdo de  $H_2O_2$  e PROL em mistura com soja e na R-DH (Tabela 35). Para o extravasamento celular, verificou-se incremento em monocultivo do caruru, na R-DH e aumento do TBARS em CC, na mesma proporção de plantas. Dessa forma observou-se que, em geral, a R-DH aumentou o estresse oxidativo em caruru na RE.

A consequência direta dos danos às membranas celulares pela peroxidação lipídica é o extravasamento celular para o meio envolvendo tecidos danificados (KRUSE et al., 2006). Índices elevados de extravasamento eletrolítico refletem maior permeabilidade, associando-se diretamente ao estresse oxidativo (LI et al., 2000). Neste sentido, o teor de  $H_2O_2$  aumentou 53% em arroz, 86% em arroz-vermelho e 380% em capim-arroz submetidos ao DH, comparado as condições bem irrigadas (OLIVEIRA, 2017). Para a cultura do trigo e para azevém a competição intraespecífica ocasionou maior estresse oxidativo, aumentando o teor de  $H_2O_2$ , TBARS e extravasamento de eletrólitos (AGOSTINETTO et al., 2017b).

O  $H_2O_2$  pode atuar como molécula altamente reativa e tóxica capaz de levar a destruição oxidativa das células e/ou como sinalizador na regulação do crescimento e desenvolvimento de células, proliferação celular, resposta ao estresse celular e transdução de sinal (MITTLER et al., 2004). Ainda, a utilização de baixas concentrações de  $H_2O_2$  pode aumentar a tolerância das plantas frente ao estresse devido a mecanismos como a indução da expressão de genes de defesa (VANDENABEELE et al. 2003).

Para a CAT e APX da cultura da soja em SE, verificou-se interações entre os fatores regime hídrico e proporção de plantas; para teor de proteínas (PROT) e atividade da SOD não houve significância estatística para soja (Tabela 36). Para CAT e APX do caruru sob estresse observou-se interação entre os fatores avaliados e somente efeito do regime hídrico para PROT e SOD. Quando se avaliou a RE das plantas de soja observou-se interação entre os fatores para as variáveis CAT e APX, para SOD verificou-se somente efeito do fator regime hídrico e, PROT não se denotou significância estatística. Para caruru verificou-se interação entre os fatores testados para as variáveis PROT, SOD e APX; para CAT não se verificou efeito dos fatores testados.

Tabela 36 - Teor de proteína (PROT), atividade da superóxido dismutase (SOD), atividade da catalase (CAT) e atividade da ascorbado peroxidase (APX) extraídos de folhas de soja e caruru em competição, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPEL, Capão do Leão/RS, 2016.

Proporção soja/caruru	Situação estresse			Recuperação do estresse		
	CC	DH	Média	CC	R-DH	Média
PROT (mg caseína g <sup>-1</sup> MF)						
100% Soja	16,41 <sup>NS</sup>	17,68		13,79 <sup>NS</sup>	13,43	
50% Soja	17,17	16,10		15,86	13,89	
C.V. (%)	10,51			8,4		
100% Caruru	9,39	10,10	9,74 A <sup>1</sup>	11,01 Aa	10,71 Aa	
50% Caruru	9,51	10,63	10,07 A	10,54 Aa	8,86 Bb	
Média	9,45 b <sup>2</sup>	10,37 a				
C.V. (%)	6,28			5,58		
SOD (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )						
100% Soja	4,61 <sup>NS</sup>	4,55		7,22	7,89	7,56 A
50% Soja	4,98	5,22		6,46	8,21	7,34 A
Média				6,84 b	8,05 a	
C.V. (%)	13,74			6,58		
100% Caruru	9,55	8,29	8,92 A	7,62 Ab	10,00 Aa	
50% Caruru	9,74	7,85	8,80 A	6,97 Aa	6,06 Ba	
Média	9,64 a	8,07 b				
C.V. (%)	8,24			6,62		
CAT (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )						
100% Soja	0,399 Aa	0,364 Ba		0,255 Bb	0,303 Aa	
50% Soja	0,282 Bb	0,549 Aa		0,314 Aa	0,291 Aa	
C.V. (%)	11,37			8,80		
100% Caruru	0,790 Ba	0,590 Ab		0,311 <sup>NS</sup>	0,354	
50% Caruru	0,988 Aa	0,407 Bb		0,385	0,386	
C.V. (%)	11,99			13,73		
APX (UA mg <sup>-1</sup> proteína minuto <sup>-1</sup> )						
100% Soja	1,34 Bb	2,14 Aa		2,02 Aa	1,68 Bb	
50% Soja	2,20 Aa	2,17 Aa		1,48 Bb	1,98 Aa	
C.V. (%)	7,82			5,35		
100% Caruru	2,70 Aa	1,93 Ab		1,35 Ab	1,69 Ba	
50% Caruru	3,56 Aa	1,52 Bb		1,08 Bb	2,07 Aa	
C.V. (%)	15,01			7,26		

<sup>NS</sup> Não significativo pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ). <sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando proporções de cada espécie para cada regime hídrico, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada proporção para diferentes regimes hídricos, não diferem significativamente pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

Observou-se para soja em SE incremento da CAT e APX em convivência com caruru, sendo o aumento da CAT maior sob DH (Tabela 36). Para caruru no tratamento CC verificou-se redução do conteúdo de PROT e maiores valores da SOD, CAT e APX, independente da proporção de plantas. Os resultados indicam

que, em geral, a competição interespecífica e o DH incrementaram a atividade da CAT e APX em soja, não influenciando o comportamento do caruru. Contrariando o resultado obtido neste trabalho, a redução do conteúdo de proteína é uma das consequências do estresse hídrico que ocorre porque as EROs provocam oxidação das moléculas de proteína (GILL; TUTEJA, 2010). Este efeito também foi relatado em trigo sob estresse abiótico (BARTOLI et al., 2004).

O sistema de defesa antioxidante das plantas inclui diferentes enzimas localizadas nos diversos compartimentos celulares. Entre as principais enzimas, é possível destacar SOD, APX e CAT que promovem a eliminação de EROs (APEL; HIRT, 2004; CAVALCANTI et al., 2004). O nível de estresse oxidativo na célula é determinado pela quantidade de  $H_2O_2$ ,  $O_2^-$  e  $OH^-$ . Portanto, o equilíbrio das atividades da SOD e peroxidase são importantes na supressão dos níveis tóxicos de EROs em células (APEL; HIRT, 2004). A regulação da atividade SOD parece ser muito sensível às mudanças ambientais, presumivelmente como consequência do aumento na formação de radicais oxigênio, uma vez que a SOD é a primeira enzima que atua no processo de desintoxicação do  $O_2^-$  em  $H_2O_2$  (GUPTA et al., 1991).

Para soja na RE constatou-se maior atividade da CAT no tratamento R-DH e da APX na CC, ambas em monocultivo, enquanto para SOD da soja houve aumento da atividade na R-DH (Tabela 36). Para caruru o menor conteúdo de PROT e o aumento da APX foi observado em mistura com a soja na R-DH e ainda, verificou-se incremento da SOD em monocultivo do caruru, na R-DH. Assim, pode-se afirmar que houve tendência de aumento da atividade enzimática para soja e caruru na R-DH.

Em trabalho avaliando a atividade metabólica em trigo e azevém em convivência observou-se que, a competição intraespecífica causou maiores danos celulares que a interespecífica (AGOSTINETTO et al., 2017b). Os autores ainda verificaram incremento da atividade das enzimas SOD, CAT e APX na cultura durante a competição entre espécies e, para azevém a competição interespecífica aumentou a atividade de SOD e CAT enquanto que, para APX houve redução. A atividade das enzimas antioxidantes é extremamente variável em diferentes espécies de plantas e mesmo dentro da mesma espécie, dependendo do estágio de desenvolvimento e condições de crescimento (NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2016).

As respostas específicas ao DH representam combinações de eventos moleculares que são ativados ou desativados pela percepção do estresse, gerando cascata de sinalização que promove mudanças morfológicas, fisiológicas e no



desenvolvimento das plantas. Entender como estes eventos moleculares interagem é importante no desenvolvimento de maior tolerância à seca em plantas. Frente a isso, a biologia molecular assume papel-chave na identificação pontual de genes envolvidos nas respostas ao DH, auxiliando na identificação e compreensão de rotas metabólicas envolvidas nas respostas à seca (NEVES, 2011).

Em SE verificou-se interação entre os fatores regime hídrico e proporção de plantas para a expressão dos genes analisados em soja *GmPhyA*, *GmCAB3*, *GmGST*, *GmMnSOD* e *GmCAT1*; para *GmRbcS3* observou-se efeito simples de ambos os fatores testados e, para *GmAPX* verificou-se efeito somente do regime hídrico (Figura 12). Para caruru observou-se interação entre os fatores testados para a expressão dos genes *BvPhyA*, *AhRbcS3*, *AcCAT*, *BvAPX* e *AhNF-YC* e, para *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>* verificou-se efeito simples de ambos os fatores (Figura 13).

Para a expressão dos genes de soja em RE observou-se interação entre os fatores regime hídrico e proporção de plantas para *GmPhyA*, *GmGST*, *GmCAT1* e *GmAPX*; para *GmMnSOD* constatou-se efeito simples de ambos os fatores testados; para o gene *GmCAB3* verificou-se efeito simples do fator regime hídrico e, para *GmRbcS3* observou-se efeito da proporção de plantas (Figura 12). Para caruru houve interação entre os fatores analisados para os genes *BvPhyA*, *AhRbcS3*, *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>*, *AcCAT*, *BvAPX* e *AhNF-YC* (Figura 13).

Observou-se para soja em situação de estresse (SE) incremento da expressão de *GmPhyA* em mistura com caruru em ambos os regimes hídricos analisados sendo que, sob DH verificou-se aumento da expressão de cerca de 1,9 vezes comparado a CC, na mesma proporção de plantas (Figura 12A). Para *GmCAB3* e *GmRbcS3*, em geral, observou-se redução da expressão gênica sob DH, comparado a situação de CC em ambas proporções de plantas (Figuras 12B e C).

Os fitocromos (Phy) são uma classe de fotorreceptores que percebem e respondem principalmente à luz vermelha e vermelha-distante, regulando vários aspectos do crescimento e desenvolvimento da planta (SUN et al., 2017). Em populações densas de plantas a função dos *Phy* é a detecção de alterações na qualidade da luz, causada pela proximidade de indivíduos vizinhos (SEOPEL; SANCHEZ, 1997). A detecção da luz vermelha-distante refletida por vizinhos permite que a planta detecte competidores potenciais muito cedo no desenvolvimento, iniciando respostas morfológicas como o incremento da EST, ajuste fototrópico dos ângulos de inserção do ramo e folha (ROUSSEAU et al., 1997).

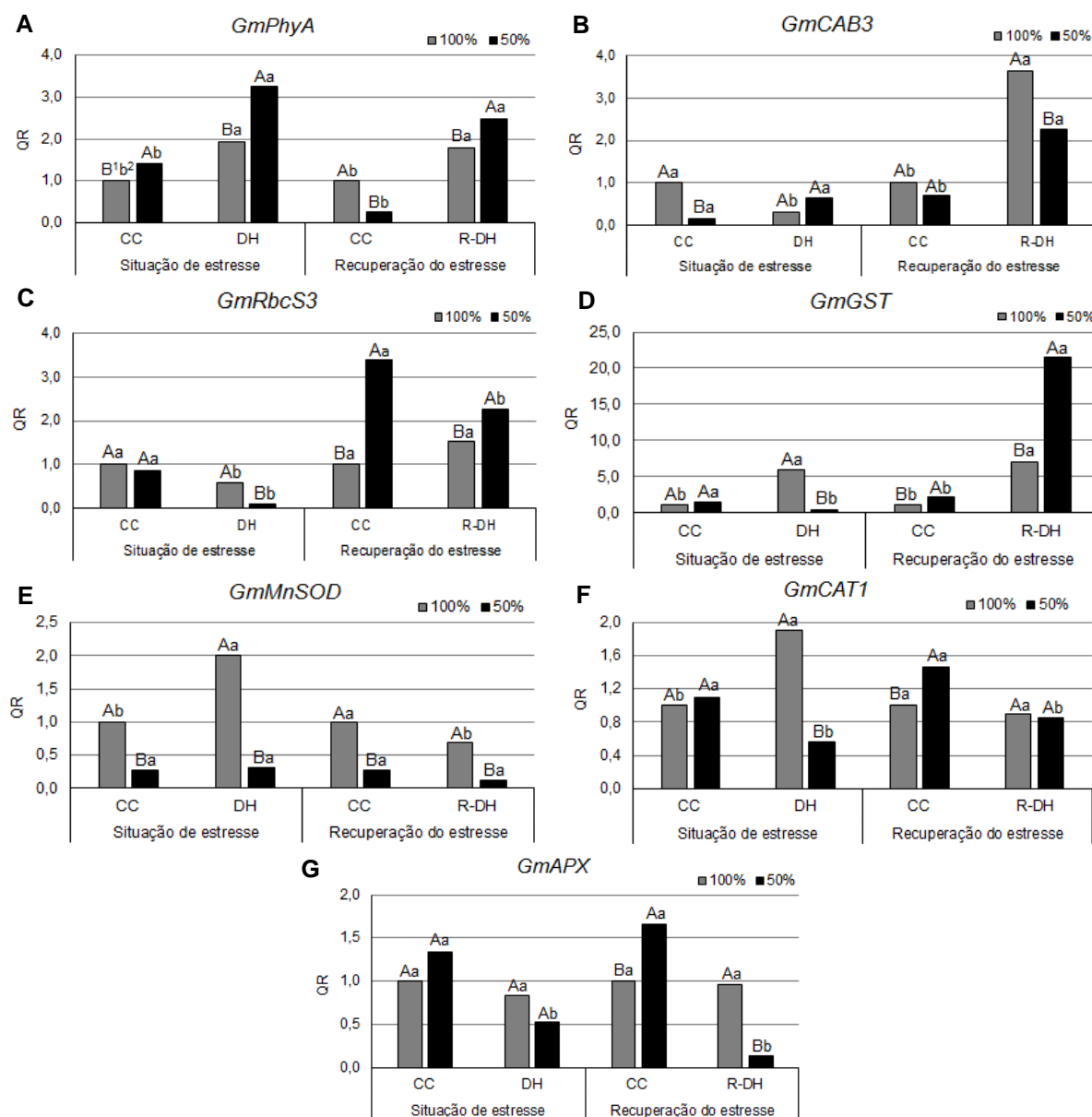


Figura 12 - Quantificação relativa (QR) da expressão dos genes *GmPhyA* (A), *GmCAB3* (B), *GmRbcS3* (C), *GmGST* (D), *GmMnSOD* (E), *GmCAT1* (F) e *GmAPX* (G) em soja sob monocultivo e em convivência com caruru, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. <sup>1</sup> Letras maiúsculas comparam pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ) as proporções de plantas para cada regime hídrico em SE ou RE. <sup>2</sup> Letras minúsculas comparam pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ) cada proporção de plantas para diferentes regimes hídricos em SE ou RE.

As plantas daninhas podem ser consideradas fator de alteração da qualidade da luz e conseqüente interferência no desenvolvimento inicial das culturas, reduzindo a massa seca e prejudicando a produtividade (MEROTTO et al., 2002). Estes resultados estão relacionados ao efeito negativo da baixa disponibilidade de luz no fotossistema II, no teor de clorofila e na enzima rubisco, que reduz a fotossíntese e induz a formação de EROs (VOLETI; SINGH, 1996).

A expressão de muitos genes induzíveis pela luz é regulada a nível transcricional (NOHATTO et al., 2016). Os genes relacionados à fotossíntese com codificação nuclear *CAB* e *RbcS* são expressos em níveis elevados em tecidos verdes e após a exposição à luz (GILMARTIN et al., 1990, MANZARA et al., 1991; TERZAGHI; CASHMORE, 1995; PARK et al., 2015). A expressão do *CAB* e *RbcS* é regulada por fitocromos ao nível da transcrição sendo que, o *PhyA* contribui para o acúmulo de transcritos desses genes sob luz vermelha (TAKANO et al., 2001).

Sob DH e em monocultivo da soja a expressão do gene *GmGST* incrementou aproximadamente 4,9 vezes comparado a CC aos 45 DAT na mesma proporção de plantas (Figura 12D). Analisando-se as proporções sob DH observou-se que, a cultura em monocultivo (QR = 5,88) acumulou mais transcritos do gene *GmGST*, comparado a mistura (50:50) com caruru (QR = 0,37).

A GST compreende uma família de enzimas multifuncionais que desempenha papel importante no metabolismo do estresse oxidativo, algumas delas participam na sinalização da luz, podendo modular vários aspectos do desenvolvimento das plantas através da regulação coordenada com o fitocromo A. As GSTs são induzidas por diversos estresses como aplicação de herbicidas, peróxido de hidrogênio, déficit hídrico e senescência, bem como diferentes qualidades de luz (CHEN et al., 2007) e, o aumento dos níveis desta enzima são usados para manter a homeostase redox celular e proteger os organismos contra o estresse oxidativo (CHEN et al., 2012).

Verificou-se para a soja em monocultivo aumento da expressão do gene *GmMnSOD* em ambos os regimes hídricos, principalmente sob DH (QR = 2,00) (Figura 12E). Para soja em monocultivo houve aumento da expressão do gene *GmCAT1* sob DH (QR = 1,90), comparado a CC aos 45 DAT (QR = 1,00). Sob DH observou-se que, houve incremento de cerca de 1,3 vezes a expressão do gene *GmCAT1* em soja sob monocultivo, comparado a convivência com caruru (Figura 12F). No que tange a expressão do gene *GmAPX* de soja em convivência com caruru, observou-se incremento na expressão em condição bem irrigada (QR = 1,34) comparado ao DH (QR = 0,52). O aumento da expressão dos genes refletiu em aumento da atividade enzimática da CAT e APX em soja sob DH.

Condições de estresse abiótico, como DH, ativa o sistema de defesa enzimático das plantas para eliminação das EROs (BARBOSA et al., 2014). Essas EROs, são conhecidas por oxidar importantes constituintes celulares como ácidos nucleicos, lipídeos de membrana e proteínas, podendo ocasionar a morte celular

(ALSCHER; ERTURK; HEATH, 2002). A produção das enzimas CAT, APX e SOD é essencial para eliminação de EROs, eliminando o acúmulo de  $H_2O_2$  e reduzindo a peroxidação de lipídios (VAIDYANATHAN et al., 2003; EYIDOĞAN; OZ, 2007).

De modo geral, observou-se que, para a cultura da soja em SE, houve incremento da expressão dos genes *GmPhyA*, *GmGST*, *GmMnSOD* e *GmCAT1* sob DH sendo que, a expressão do primeiro foi mais pronunciada na proporção 50% e os demais sob monocultivo (Figura 12). Para os genes *GmCAB3*, *GmRbcS3* e *GmAPX* a maior expressão foi verificada sob CC, sendo que, para os dois primeiros a expressão gênica apresentou maior incremento em monocultivo e, para *GmAPX* em mistura com caruru. Ainda, em geral, a competição intraespecífica e o estresse hídrico incrementaram a expressão gênica em soja.

Para caruru em SE e na CC, houve aumento da expressão do gene *BvPhyA* na proporção 50:50 sob DH (QR = 1,63), comparado a mesma proporção (QR = 0,44) e o monocultivo (QR = 1,0) (Figura 13A). Observou-se incremento dos genes *AhRbcS3*, *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>* e *BvAPX* do caruru em mistura com a soja, com valores de expressão mais pronunciados sob DH, sendo a quantificação relativa (QR) de cerca de 7,66; 17,65 e 15,73, respectivamente (Figuras 13B, C e E). Além disso, verificou-se aumento da expressão dos genes *AcCAT* e *AhNF-YC*, principalmente no monocultivo do caruru e sob DH, com valores de quantificação relativa de 1,28 e 5,60, respectivamente (Figuras 13D e F).

Em geral, verificou-se que, para caruru houve incremento da expressão dos genes estudados sob DH e na proporção de 50%, exceto para *AcCAT* e *AhNF-YC* em que a maior expressão foi observada em monocultivo, no mesmo regime hídrico (Figura 13). Os resultados indicam que o DH e a competição interespecífica, em menor grau, incrementaram a expressão gênica na planta daninha *C<sub>4</sub>*.

O NF-Y são fatores de transcrição que estão emergindo como reguladores importantes de inúmeras respostas de desenvolvimento de planta e induzidas pelo estresse (PALMEROS-SUAREZ et al., 2015). Sob condições de DH o gene *NF-YC* teve aumento de três vezes na sua expressão em caruru (*Amaranthus hypochondriacus* L.), incrementando a sensibilidade de plântulas de arabis (*Arabidopsis thaliana* L.) ao ácido abscísico (ABA), influenciando a expressão de genes envolvidos no metabolismo secundário, desenvolvimento e respostas relacionadas à ABA, levando ao aumento da resistência durante estresse hídrico (PALMEROS-SUAREZ et al., 2015). Condições de estresse como salinidade e seca

induziram a expressão de genes *NF-YC* em *Brassica napus* (XU et al., 2014). Genes *NF-YC* de trigo e arábida também tiveram sua expressão alterada em resposta a condições de seca (STEPHENSON et al., 2007; KUMIMOTO et al., 2013).

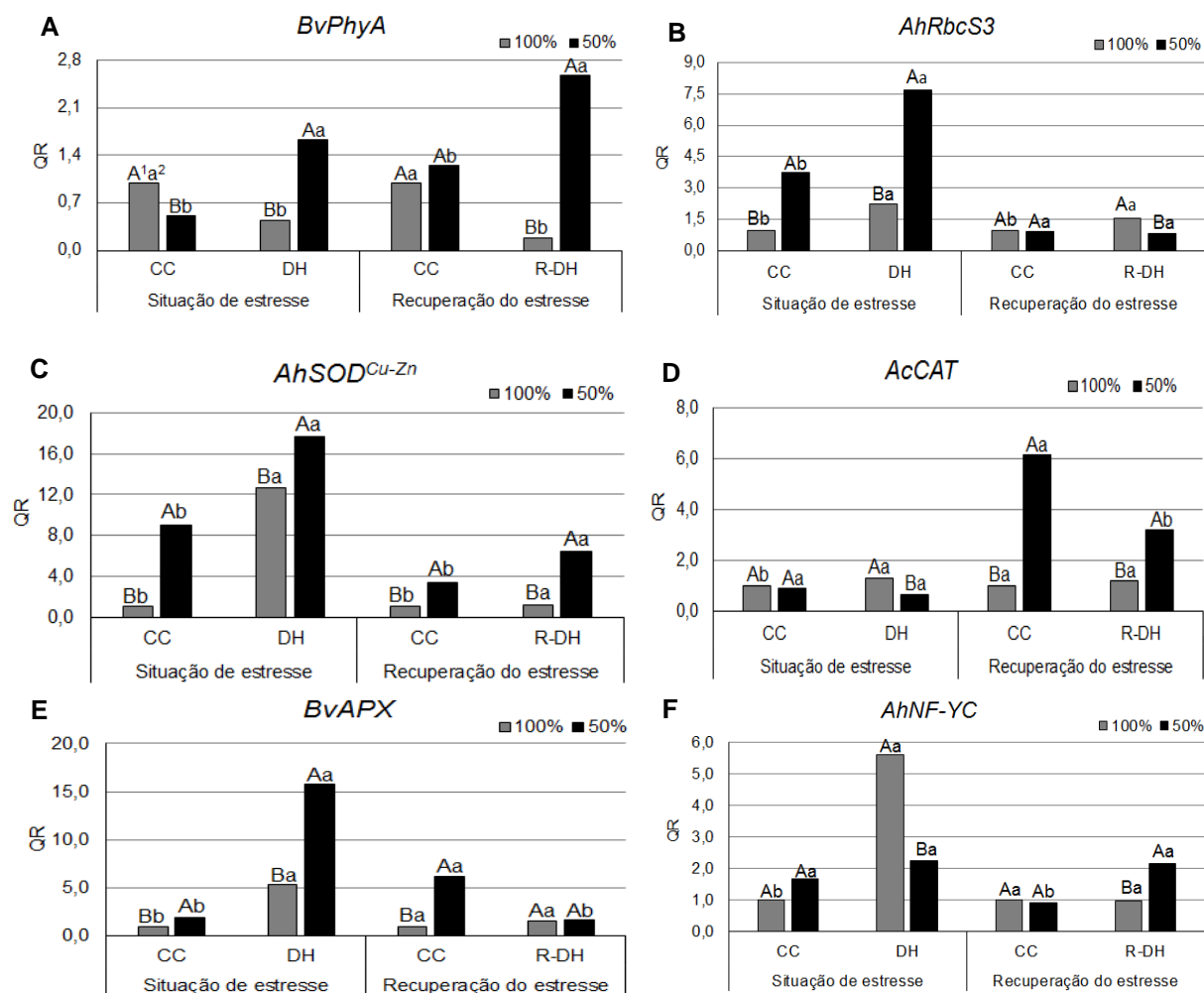


Figura 13 - Quantificação relativa (QR) da expressão dos genes *BvPhyA* (A), *AhRbcS3* (B), *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>* (C), *AcCAT* (D), *BvAPX* (E) e *AhNF-YC* (F) em caruru (A) sob monocultivo e em convivência com soja, avaliados em situação de estresse (CC e DH) e recuperação do estresse (CC e R-DH). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2016. <sup>1</sup> Letras maiúsculas comparam pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ) as proporções de plantas para cada regime hídrico em SE ou RE. <sup>2</sup> Letras minúsculas comparam pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ) cada proporção de plantas para diferentes regimes hídricos em SE ou RE.

Para soja na fase de RE, houve aumento da expressão do gene *GmPhyA* no tratamento R-DH e, na convivência com caruru o incremento da expressão foi ainda mais pronunciado (QR = 2,48), comparado ao monocultivo (QR = 1,78) (Figura 12A). Na condição de CC houve maior expressão de *GmPhyA* em monocultivo da soja

(QR = 1,00), comparado a mistura com caruru (QR = 0,26). Os *Phys* têm capacidade de influenciar o estado da água da planta (CASSON et al., 2009) e o metabolismo do carbono (BOCCALANDRO et al., 2009), estando envolvidos no desempenho fotossintético e nas respostas fisiológicas ao estresse hídrico, devido a alterações na condutância estomática (BOGGS et al., 2010; RUSACZONEK et al., 2015).

Para *GmCAB3* em RE observou-se incremento da expressão gênica na R-DH, comparado a CC em ambas as proporções, sendo que, no monocultivo da soja houve maior expressão do gene (QR = 3,65) comparado a convivência com a planta daninha (QR = 2,27) (Figura 12B). Resultado diferente foi encontrado por Nohatto et al. (2016) em que a competição interespecífica entre arroz e arroz-vermelho exibiram maior expressão do gene responsável pela captura de luz clorofila a/b (CAB).

Na RE o número de transcritos dos genes *GmRbcS3* e *GmGST* em soja na proporção 50:50 foi aumentado em ambos regimes hídricos, com expressão maior de *GmRbcS3* na situação bem irrigada (QR = 3,41) e de *GmGST* na R-DH (QR = 21,51) (Figuras 12C e D). Para *GmMnSOD* verificou-se maior expressão gênica no monocultivo da soja em ambos os regimes hídricos, havendo redução dos valores na R-DH (QR = 0,68), comparado a CC (QR = 1,00) (Figura 12E).

As exposições à seca provocam maior formação de EROs e, portanto, estresse oxidativo (MEYER, 2008). As GSTs de plantas estão relacionadas na resposta ao estresse oxidativo e estão envolvidas na desintoxicação de EROs e na transmissão do sinal redox (MEYER, 2008). A expressão de GSTs específicas foi encontrada em diferentes genótipos de trigo que diferiram na tolerância à seca (GALLÉ et al., 2009). Em tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) e soja que sobre expressam o gene GST observou-se tolerância à desidratação (JI et al., 2010) e, o aumento dos níveis de GST conferiu tolerância à seca e sal em arabidopsis (CHEN et al., 2015).

O gene *GmCAT1* foi mais expresso para soja em mistura com caruru em RE quando em CC (QR = 1,46), comparada a mesma proporção na R-DH (QR = 0,85) (Figura 12F). Na RE a maior expressão do gene *GmAPX* foi observado na soja em convivência com caruru (QR = 1,65), comparado ao monocultivo (QR = 1,00) na condição CC e, analisando-se a proporção da mistura verificou-se maior expressão do gene na CC (QR = 1,65), comparada a R-DH (QR = 0,13) (Figura 12G).

A competição interespecífica entre arroz e arroz-vermelho incrementou a expressão do gene *APX2*, indicando um possível maior estresse oxidativo (NOHATTO et al., 2016). Plantas de arroz sujeitas a 15 dias de seca aumentaram 20

vezes a expressão do gene APX2 (ROSA et al., 2010). Genótipos de mamona (*Ricinus communis* L.) apresentaram maior expressão de *SOD-Cu/Zn* e *SOD-Mn* em resposta ao DH e, aumento de 80% e 70% na expressão dos genes CAT e APX, respectivamente (MORAES et al., 2015).

Para soja na RE houve aumento da expressão de *GmPhyA*, *GmCAB3* e *GmGST*, sendo que para *GmCAB3* foi visualizado o maior incremento em monocultivo e para os demais na proporção de 50% (Figura 12). Para *GmRbcS3*, *GmMnSOD*, *GmCAT1* e *GmAPX* a maior expressão foi verificada em CC, com maiores valores na mistura com caruru, exceto para *GmMnSOD*. Assim observou-se que, a competição interespecífica incrementou a expressão gênica em soja.

Para caruru na RE, em geral, observou-se aumento da expressão de *BvPhyA*, *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>*, *AcCAT* e *BvAPX* na proporção 50:50, com efeito mais pronunciado para os dois primeiros genes no tratamento R-DH, com QR de cerca de 2,58 e 6,43, respectivamente e, para *AcCAT* e *BvAPX* houve maior expressão na CC, com QR de aproximadamente 6,14 e 6,20, respectivamente (Figuras 13A, C, D e E). Observou-se incremento dos genes *AhRbcS3* e *AhNF-YC* na R-DH, em monocultivo do caruru para *AhRbcS3* (QR = 1,58) e sob mistura com a soja para *AhNF-YC* (QR = 2,15) (Figuras 13B e F). De maneira geral, verifica-se que houve maior expressão dos genes na proporção 50%, exceto para o gene *AhRbcS3* e, maior número de transcritos no tratamento R-DH, exceto para *AcCAT* e *BvAPX*, indicando que, a competição interespecífica e o R-DH aumentaram a expressão gênica em caruru.

Para minimizar o dano celular causado pelo estresse abiótico, as plantas desenvolvem respostas adaptativas complexas e bem coordenadas que operam a níveis fisiológicos e moleculares (LINDEMOSE et al., 2013; OSAKABE et al., 2014). A flexibilidade fisiológica das plantas necessárias para se adaptar às condições ambientais adversas gerou interesse de estudos e no desenvolvimento de cultivares tolerantes a diversos estresses, como a seca, podendo ser vantajoso para a supressão de plantas daninhas, bem como meio para suportar com mudanças climáticas em áreas com períodos prolongados de seca (BODNER et al., 2015).

Compreender os efeitos da limitação ou excesso de recursos para plantas é importante, porém, geralmente as pesquisas concentram-se em avaliar apenas fatores de estresse isolados, a exemplo, fatores abióticos não considerando a presença de competição com plantas daninhas (GORANTLA et al, 2007) ou levando

em consideração somente o efeito da concorrência com exclusão de outras influências ambientais (HORVATH; LLEWELLYN; CLAY, 2007).

Entender o comportamento das plantas quando expostas a múltiplos estresses simultaneamente e não somente a um fator isolado, requer uma consideração das inter-relações potenciais desses estresses de forma conjunta. Até hoje, pouco se sabe a respeito do efeito das alterações climáticas na interação cultura/planta daninha. Assim, identificar as respostas combinadas da morfofisiologia, metabolismo e expressão de genes em soja em competição com caruru, associados a fatores abióticos fornece oportunidade para investigar mais profundamente questões-chave na ciência das plantas daninhas.

#### 4.4 Conclusões

A cultura da soja com ciclo  $C_3$  demonstra competitividade equivalente ao caruru ( $C_4$ ), independente do regime hídrico utilizado (SE e/ou RE).

Em SE a competição intraespecífica influencia negativamente os parâmetros morfológicos da soja e no conteúdo de pigmentos fotossintéticos em caruru e, a interespecífica incrementa a atividade enzimática da cultura. Sob DH houve, em geral, redução dos parâmetros morfológicos e fotossintéticos em soja e caruru, diminuição do teor de pigmentos fotossintéticos na planta daninha e incremento em soja; aumento do estresse oxidativo em caruru; redução do estresse oxidativo na cultura e atividade enzimática em caruru.

Na RE a competição interespecífica reduz as variáveis morfológicas em caruru e o conteúdo de pigmentos fotossintéticos em soja e, a intraespecífica incrementa o estresse oxidativo na cultura. No tratamento R-DH houve redução das variáveis morfológicas em soja, diminuição dos parâmetros fotossintéticos, incremento do estresse oxidativo e atividade enzimática na cultura e planta daninha.

A competição intraespecífica incrementa a expressão dos genes *GmGST*, *GmMnSOD* e *GmCAT1* em soja e, a interespecífica aumenta a expressão de *BvPhyA*, *AhRbcS3*, *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>* e *BvAPX* em caruru, ambas espécies sob DH em SE. Na RE a competição interespecífica incrementa a expressão de *GmPhyA*, *GmRbcS3*, *GmGST*, *GmCAT1* e *GmAPX* em soja e, *BvPhyA*, *AhSOD<sup>Cu-Zn</sup>*, *AcCAT*, *BvAPX* e *AhNF-YC* em caruru.



## **5 CAPÍTULO IV – Resposta à temperatura e regime hídrico em plantas de soja (*Glycine max* L.) e caruru (*Amaranthus palmeri* S.) em competição**

### **5.1 Introdução**

Altas temperaturas e condições de déficit hídrico são fatores ambientais que limitam o crescimento e a produtividade de cultivos agrícolas. Os efeitos dos estresses hídrico e térmico estão bem documentados em diversas culturas, no entanto, trabalhos que combinam ambos os fatores abióticos não são comuns, apesar de serem fortemente interligados, causando mudanças morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares que afetam negativamente o crescimento e a produtividade das culturas (CVIKROVÁ et al., 2013; LIPIEC et al., 2013; ROLLINS et al., 2013; SHINOHARA; LESKOVAR, 2014; NANKISHORE; FARRELL, 2016).

As mudanças climáticas são preocupação adicional, pois o aumento das temperaturas globais, a alteração da distribuição das precipitações e agravamento dos episódios de déficit hídrico comprometem a produtividade das culturas em diversas regiões em todo o mundo (TURNER; MEYER, 2011; AWASTHI et al., 2014). Estudos mostram que a temperatura média global pode aumentar de 0,3 a 4,8°C até o final do século (IPCC, 2018). Flutuações na temperatura ocorrem naturalmente durante o crescimento e reprodução da planta, contudo tanto o aumento da temperatura média quanto episódios de temperatura extrema por curtos períodos de tempo causam impactos negativos no crescimento e desenvolvimento das plantas (WHEELER et al., 2000; BITA; GERATS, 2013).

A faixa térmica ideal para o cultivo da soja está entre 20 e 30°C, sendo 28/30°C a temperatura ótima para seu crescimento e desenvolvimento (EMBRAPA,

2008). O estresse térmico pode causar impactos sobre o crescimento das plantas, sendo que as respostas à alta temperatura dependem da fase do desenvolvimento, da intensidade do aumento e aclimatação da espécie (ALBERT et al., 2011; AINSWORTH; ORT, 2010).

Em condições de campo o estresse por temperatura é frequentemente associado com a reduzida disponibilidade de água (SIMOES-ARAUJO; RUMJANEK; MARGIS-PINHEIRO, 2003), influenciando vários processos celulares das plantas, que levam a redução da fotossíntese, aumento da transpiração e condutância estomática e, por vezes redução da biomassa vegetal e produtividade das plantas (ALBERT et al., 2011; AINSWORTH; ORT, 2010).

O efeito da deficiência hídrica na produção das culturas depende da época de ocorrência e de sua severidade (CASAGRANDE et al., 2001). A disponibilidade hídrica é importante durante todo o desenvolvimento da soja, contudo, à medida que a planta se desenvolve, a necessidade de água vai aumentando, chegando ao máximo no estágio reprodutivo (floração  $R_1$ - $R_2$ , frutificação  $R_3$ - $R_4$  e enchimento de sementes  $R_5$ - $R_6$ ), que são os estádios mais sensíveis à seca, podendo resultar em redução de produtividade (OYA et al., 2004; KU et al., 2013; SILVA et al., 2015).

Compreender os efeitos da limitação ou excesso de recursos para as plantas frente as mudanças climáticas é importante, porém, geralmente pesquisas concentram-se em avaliar apenas fatores de estresse isolados, a exemplo, estresses abióticos não considerando a presença de fatores bióticos, como a competição entre culturas e plantas daninhas (GORANTLA et al., 2007) ou levando em consideração somente o efeito da concorrência com exclusão de outras influências ambientais (HORVATH; LLEWELLYN; CLAY., 2007).

A competição entre plantas ocorre quando ao menos um dos recursos essenciais ao seu desenvolvimento e crescimento, como por exemplo, a água, encontra-se em quantidade limitada para atender às necessidades de todos os indivíduos presentes no meio (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). Para determinar as interações competitivas entre plantas daninhas e culturas, tem-se utilizado principalmente experimentos em série de substituição que possibilitam o estudo da competição inter e intraespecífica. A premissa desse tipo de experimento é de que as produtividades das associações possam ser determinadas em comparação às do monocultivo, mantendo-se constante a população total de plantas e indicando qual genótipo ou espécie é mais competitivo (COUSENS, 1991).

A cultura da soja é afetada negativamente pela presença de diversas plantas daninhas, com perdas de produção de até 93% na produtividade (SILVA et al., 2009a), porém as magnoliopsidas, como o caruru (*Amaranthus* spp.) normalmente são mais competitivas com a cultura da soja devido à proximidade fenotípica (SILVA; DURIGAN, 2006). Analisando o crescimento de erva-de-touro (*Tridax procumbens* L.) em competição com soja observou-se que, mesmo sob deficiência hídrica temporária a cultura apresentou maior estatura, área foliar e massa seca comparada à planta daninha, verificando-se também maior competição intraespecífica da cultura (VIVIAN et al., 2013).

A prevalência de seca, acompanhada de altas temperaturas, deverá aumentar em um futuro próximo (IPCC, 2018) e, além de atuarem sobre as plantas cultivadas, podem modificar o comportamento de plantas daninhas. Dessa forma, enfatiza-se a necessidade de estudar esta combinação de estresses bióticos e abióticos, para aumentar a tolerância em culturas futuras. Diante disso, o objetivo do trabalho foi avaliar o impacto da temperatura e do regime hídrico na interação entre soja (*Glycine max* L.) e caruru (*Amaranthus palmeri* S.), através de avaliações morfológicas e fotossintéticas.

## 6.2 Material e Métodos

O estudo constou de duas etapas, sendo a primeira referente ao experimento em série aditiva durante o período de abril a junho de 2017 e, a segunda, de experimento em série de substituição no período de junho a setembro de 2017. Os experimentos foram conduzidos em câmaras de crescimento (Chagrin Falls, Ohio) com controle de temperatura e umidade pertencentes a Texas A&M University (TAMU), localizada na cidade de College Station, Texas (TX), Estados Unidos (EUA), em delineamento experimental de blocos completamente casualizados, com quatro repetições.

Na primeira etapa conduziu-se experimento de monocultivo de soja e caruru em série aditiva, objetivando determinar a população de plantas a partir da qual a massa seca da parte aérea (MS) por unidade de área ( $\text{g m}^{-2}$ ) tornava-se independente da população, de acordo com a “lei de produção final constante” (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). As populações utilizadas foram 1, 2, 4, 8,

16, 32 e 64 plantas vaso<sup>-1</sup> (equivalentes a 24, 48, 96, 193, 385, 770 e 1540 plantas m<sup>-2</sup>).

Para a realização do estudo, a cultivar de soja utilizada foi a HBK LL 4950 e as sementes de caruru foram obtidas localmente em College Station. O experimento foi semeado em vasos com capacidade de 4L e diâmetro de 20,5cm, preenchidos com solo inorgânico ("Soil-life/calced clay", Flatonia, Texas), selecionado devido à sua alta capacidade de drenagem, de acordo com caracterização realizada por Van Bavel et al. (1978). Todos os vasos foram irrigados e fertilizados uniformemente com uso do fertilizante MiracleGro 24-8-16, conforme indicações do fabricante.

A MS foi determinada aos 50 dias após a emergência (DAE) para ambas as espécies (soja em estágio R<sub>1</sub>-R<sub>2</sub> (início do florescimento) e caruru no início da produção de sementes), sendo pesada a parte aérea das plantas após serem secas em estufa com circulação forçada de ar a 60°C por 72 horas. A análise dos dados permitiu determinar que, a população de plantas por vaso em que a variável tornou-se constante, média aritmética das populações das espécies obtidas na série aditiva, foi de oito plantas, equivalente a população de 193 plantas m<sup>-2</sup> para a cultura da soja e caruru (dados não apresentados).

No experimento em série de substituição, os tratamentos foram arranjados em esquema fatorial, cujo fator A foi constituído por dois níveis de temperatura dia/noite (12hrs) (normal (28/23 ±1°C) e elevada (34/28°C ±1°C)); o fator B constou de dois regimes hídricos (capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH - 50% da CC)); e, o fator C de proporções de plantas de soja e caruru, sendo estas 100:0 (estande puro de soja), 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100% (estande puro de caruru) equivalentes a 8:0, 6:2, 4:4, 2:6 e 0:8 plantas vaso<sup>-1</sup>.

As unidades experimentais foram semelhantes à primeira etapa, sendo que a semeadura foi realizada diretamente nos vasos e, oito dias após a semeadura das plantas de caruru realizou-se a semeadura da soja. A umidade da câmara de crescimento foi mantida entre 60 e 70% e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) estava entre 900 e 1000µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, com fotoperíodo de 12 horas diárias que foi fornecido por uma mistura de lâmpadas fluorescentes (F54T5HO 6500K) e led (Galaxyhydro 300 Watt).

Para cada tratamento de temperatura, as unidades experimentais foram irrigadas diariamente, de forma uniforme, até o momento da diferenciação do regime hídrico. As plantas foram submetidas ao estresse hídrico no estágio V<sub>2</sub>-V<sub>4</sub> da soja

(em torno de 25 dias após a emergência). Aplicou-se 50% da água disponível em cada vaso diariamente com base na disponibilidade estimada de água total que, anteriormente foi determinada pela diferença entre o peso do vaso completamente saturado e peso seco (antes da água ser adicionada), conforme descrito por Valerio et al. (2011). Os vasos foram pesados diariamente e o volume de 50% de água foi aplicado até o primeiro sinal de murchidão foliar, ocorrido após seis dias aproximadamente, posteriormente, a água foi reaplicada ao ponto de capacidade de campo, por período de dois dias e, depois o ciclo de seca repetido duas vezes a intervalos semanais.

O material vegetal foi coletado 50 DAE, quando a soja atingiu estágio R<sub>1</sub> (início do florescimento). As variáveis avaliadas foram estatura (EST), número de folhas (NF), área foliar (AF), MS e parâmetros fotossintéticos da soja e do competidor. A EST foi mensurada em todas as plantas de cada repetição, com auxílio de régua milimetrada, tomando-se o comprimento desde o nível do solo até o ápice das folhas, com o limbo foliar distendido e realizou-se a contagem do NF. A AF foi determinada com auxílio de medidor de área foliar (Licor LI-3100, Lincoln, NE), sendo o valor obtido em cm<sup>2</sup> e convertido em cm<sup>2</sup> planta<sup>-1</sup>. As plantas foram coletadas, separadas em folhas e caules e, a massa seca de folhas (MSF), de caule (MSC) e total (MST) quantificada de modo similar ao descrito no experimento de monocultivo e expressa em g planta<sup>-1</sup>.

Os parâmetros fotossintéticos foram analisados utilizando-se um analisador de gases no infravermelho (IRGA), marca LI-COR, modelo LI-6400, conforme descrito no Capítulo I e, o potencial de água na folha foi determinado por um console de estado da água na planta (Plant Water Status Console - modelo 3000F01, Santa Barbara, Califórnia).

Para análise dos dados de EST, NF, AF e MST foi utilizado o método da análise gráfica da produtividade relativa (PR) (COUSENS, 1991; RADOSEVICH, 1987; ROUSH et al., 1989), calculando-se também os índices de competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), de acordo com metodologia descrita no Capítulo I.

Para analisar estatisticamente a produtividade relativa, primeiramente foi calculada a diferença para os valores de PR (DPR) obtidos na proporção de 50%, em relação aos valores pertencentes às retas hipotéticas obtidas nas respectivas proporções (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c; PASSINI et al., 2003). Em seguida,

foi utilizado o teste t ( $p \leq 0,05$ ) para testar as diferenças nos índices DPR, PRT, CR, K e C (HOFFMAN; BUHLER, 2002; ROUSH et al., 1989). As hipóteses de nulidade para testar as diferenças de DPR e C são de que as médias são iguais a zero ( $H_0=0$ ); para PRT e CR de que as médias são iguais a um ( $H_0=1$ ); para o índice K de que as médias das diferenças entre  $K_{soja}$  e  $K_{competidor}$  são iguais a zero [ $H_0=(K_{soja}-K_{competidor})=0$ ]. O critério para considerar a existência de diferenças em competitividade para os índices CR, K e C, foi de que, no mínimo em dois índices, ocorressem diferenças pelo teste t (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c).

Os resultados obtidos para os parâmetros morfológicos e fotossintéticos das plantas foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, a combinação de temperatura e regime hídrico foram comparados pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ) para cada proporção de plantas, separadamente para cada competidor. Os efeitos da proporção de plantas (competição), em relação ao monocultivo (testemunha) para cada temperatura e regime hídrico foram avaliados pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) e, entre as proporções em mistura pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), para cada espécie competidora. Para o potencial de água na folha as proporções de plantas em função das temperaturas e regimes foram comparadas pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ).

### 6.3 Resultados e Discussão

Para as variáveis estatura (EST), número de folhas (NF), área foliar (AF) e massa seca da parte aérea (MST), analisando-se as combinações de plantas de soja e caruru verificou-se, em geral, que o desvio observado da reta da PR foi representado por linha côncava para soja e convexa para caruru, tanto em temperatura normal, quanto elevada, submetidos ao tratamento capacidade de campo (CC) e/ou déficit hídrico (DH) (Figuras 14, 15, 16 e 17).

Observou-se na competição entre as duas espécies que, ocorreu prejuízo no crescimento da soja e benefício para caruru. Dessa forma, em geral, para todas as variáveis de crescimento, independente da temperatura e regime hídrico utilizado, a planta daninha ( $C_4$ ) apresentou maior habilidade competitiva que a cultura da soja ( $C_3$ ).

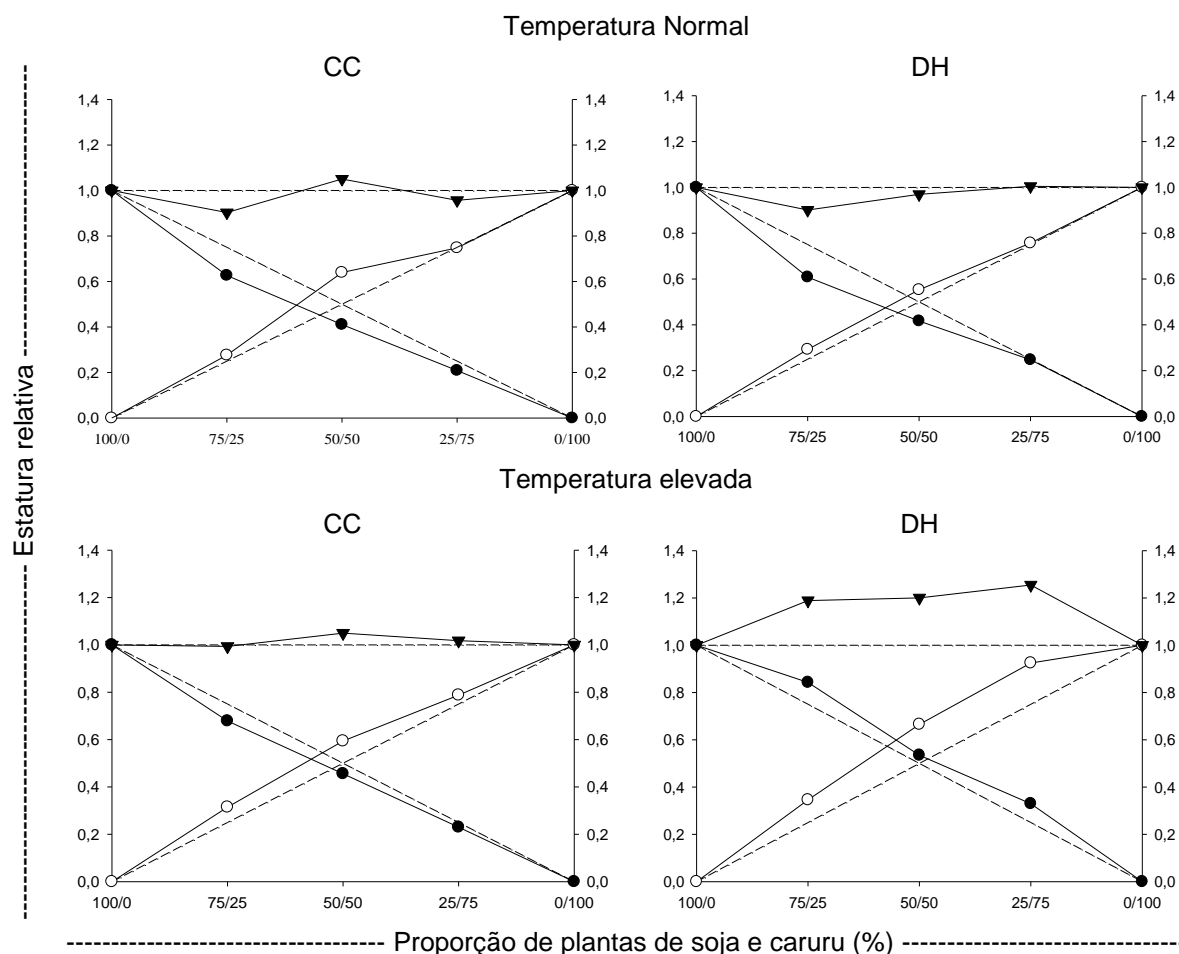


Figura 14 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para estatura de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017. (●) PR da soja; (O) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Plantas daninhas de folhas largas geralmente apresentam maior competitividade que poaceas em relação à cultura da soja, apresentando maior MS e volume de planta, assim como relatado para girassol (*Helianthus annuus* L.), o qual foi considerado mais competitivo com a cultura (HOCK et al., 2006a; DATTA et al., 2017). Em trabalho avaliando a cultura do tomate (*Solanum lycopersicum* L.) em competição com caruru (*Amaranthus retroflexus* L.) em diferentes regimes hídricos sob elevado CO<sub>2</sub> observou-se que, a cultura foi mais competitiva sob CC e o caruru sob DH (VALERIO et al., 2011). Sob temperaturas elevadas verificou-se menor competitividade do tomate comparado a ançarinha-branca (*Chenopodium album* L.) ou caruru (VALERIO et al., 2013).





para ambas as espécies estudadas, contudo, para a cultura da soja observou-se em geral, valores negativos, demonstrando menor habilidade competitiva da cultura.

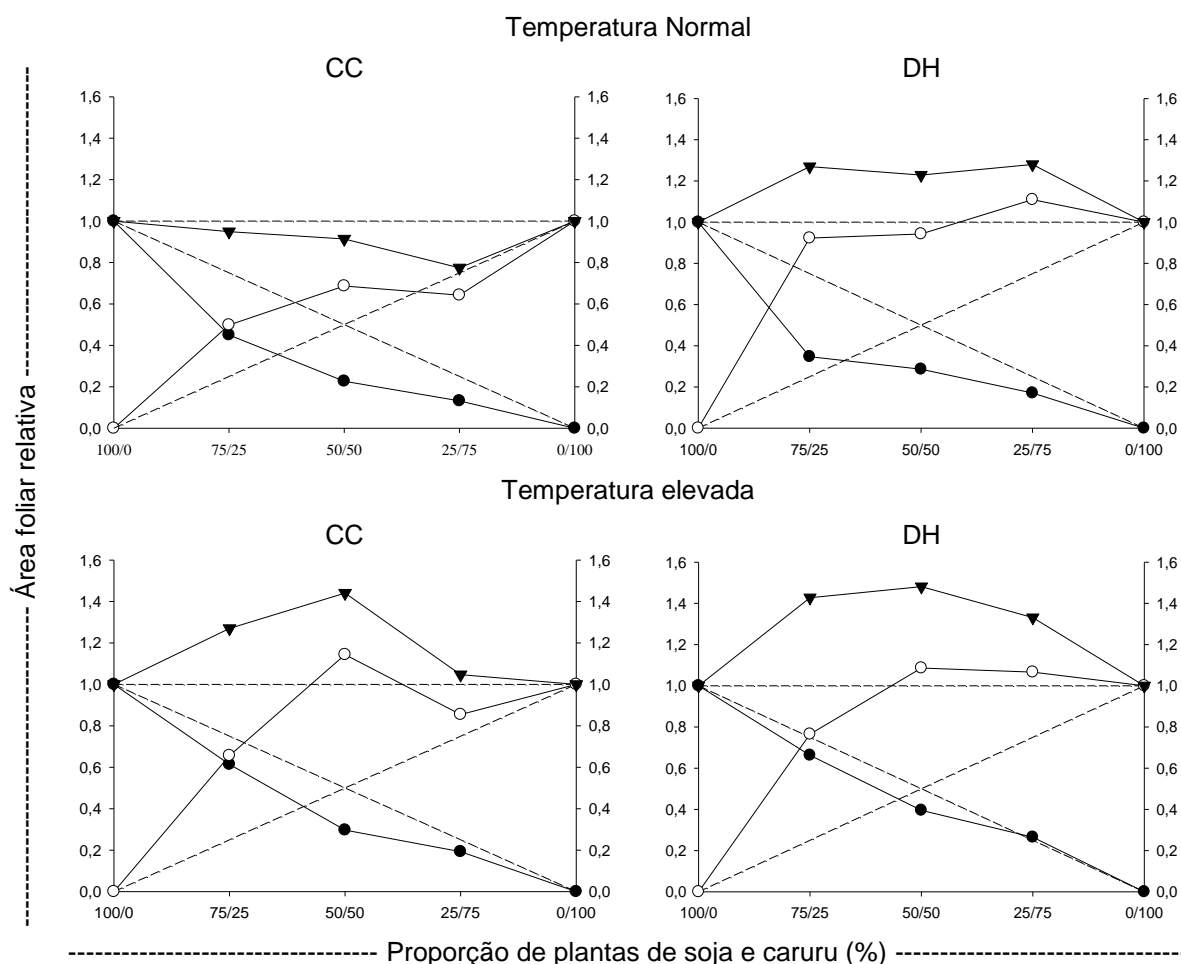


Figura 16 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para área foliar de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

A soja em competição com buva (*Conyza bonariensis* L.) apresentou DPR's significativas para EST, AF e MS, caracterizando valores inferiores àqueles esperados, sendo que, a planta daninha apresentou maior competitividade que a cultura, beneficiando-se da sua presença (SILVA et al., 2014), resultado similar ao verificado neste trabalho. Por outro lado, a leiteira (*Euphorbia heterophylla* L.) teve menor habilidade competitiva que a soja em igual proporção de plantas (ULGUIM et al., 2016). As PR's de soja competindo com capim-pé-de-galinha (*Eleusine indica* L.)

apresentaram valores próximos aos valores hipotéticos, evidenciando ausência de interferência de uma planta sobre a outra para essa variável (WANDSCHEER et al., 2013b).

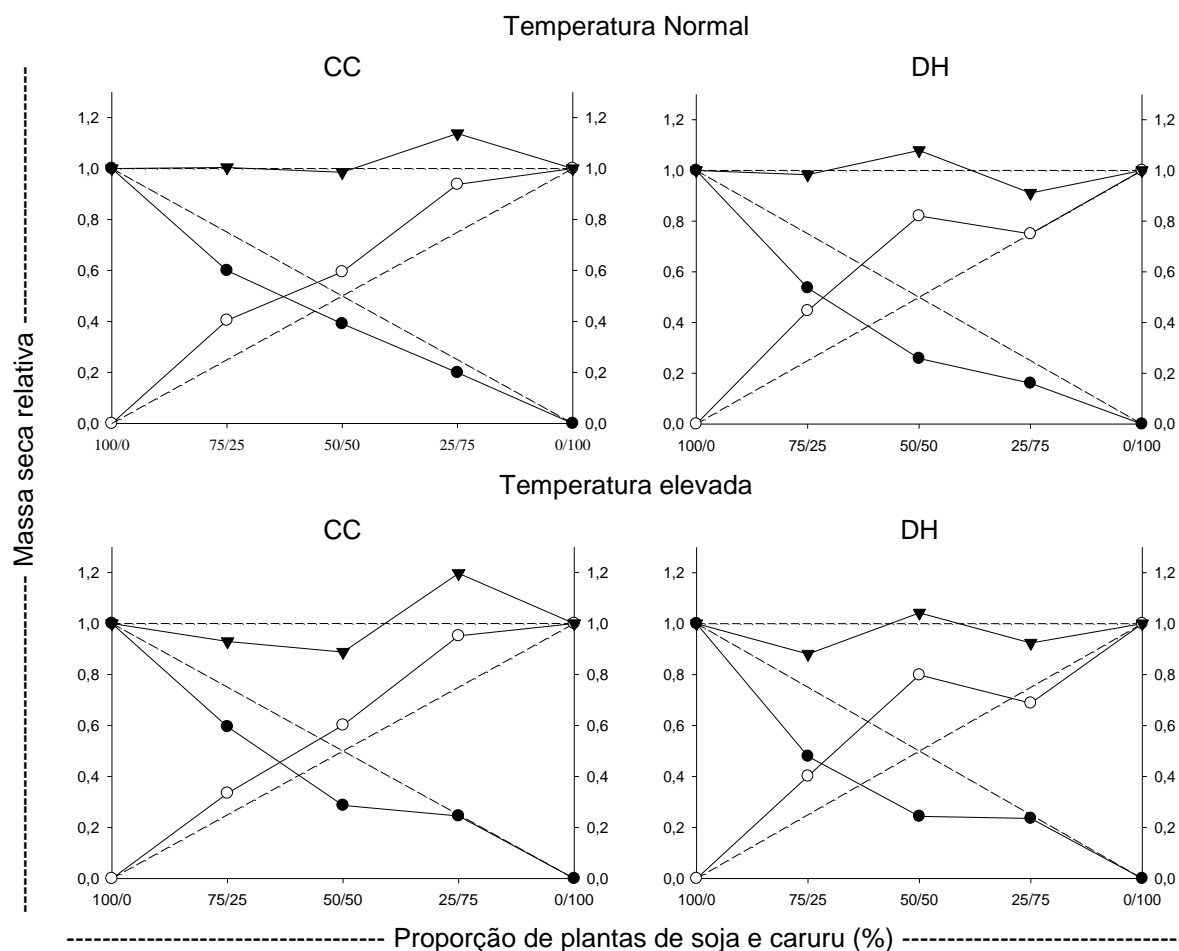


Figura 17 - Produtividade relativa (PR) e total (PRT) para massa seca da parte aérea de plantas de soja e caruru, em função da proporção entre as espécies na população, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017. (●) PR da soja; (○) PR do caruru; e, (▼) PRT. Linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas, quando não ocorre interferência de uma espécie sobre a outra.

Com relação à PRT, houve diferença entre os valores esperados e estimados para a variável EST somente em temperatura elevada e DH, onde observou-se em situação de água limitante, efeito positivo da temperatura elevada para caruru, aumentando sua competitividade (Figura 14 e Tabela 37). Para NF verificou-se diferença em temperatura normal, em ambos os regimes hídricos usados, com redução da PRT em CC principalmente devido a menor contribuição da soja,

havendo antagonismo entre as espécies e, em DH verificou-se aumento da PRT devido a maior PR do caruru, situação em que a competição foi evitada (Figura 15).

Para PRT da AF observou-se diferenças em ambas as temperaturas e regimes hídricos adotados, sendo que, em temperatura normal e CC houve redução da PRT especialmente devido à redução da PR da soja; e, em temperatura normal sob DH e temperatura elevada sob ambos os regimes hídricos (CC e DH) evidenciou-se aumento da PRT principalmente em razão da maior contribuição da planta daninha na mistura (Figura 16 e Tabela 38). Quanto a MST constatou-se diferenças somente em temperatura elevada e CC, com valores inferiores a um, observando-se menor contribuição da soja na mistura (Figura 17). Houve redução da PRT para as variáveis EST, AF e MS de soja competindo com (*Eleusine indica* L.), verificando-se que a competição dificultou o crescimento de ambas as espécies, denotando concorrência pelos mesmos recursos (FRANCO et al., 2017).

Pode-se inferir que, em geral, não houve diminuição mútua do crescimento das espécies neste estudo, porque a PR do caruru foi representada por linhas convexas, enquanto o da soja por linhas côncavas (Figuras 14, 15, 16 e 17). Este resultado indica que a redução no PRT se deve a menor contribuição da cultura, gerada pelo aumento da competitividade da planta daninha e não exatamente pela ocorrência de dano mútuo entre as espécies.

Vale salientar que, houve efeito positivo da temperatura elevada na EST, NF e AF, com valores de PRT superiores a um, com aumento da PR do caruru e redução da soja. Esse resultado possivelmente está relacionado com a menor habilidade competitiva observada para a cultura, o que implica na menor capacidade de assimilação dos recursos do nicho ecológico, conseqüentemente, maiores quantidades de recursos ficarão disponíveis para a planta daninha, favorecendo o crescimento e desenvolvimento dessas plantas.

A convivência de soja e braquiária (*Uroclhoa plantaginea* L. Webster.) reduziu a PRT para todas proporções de plantas da cultura e planta daninha, não havendo dominância competitiva de uma sobre a outra (AGOSTINETTO et al., 2009). O trigo (*Triticum aestivum* L.) e azevém (*Lolium multiflorum* L.) apresentaram DPR's significativas para AF e MS, caracterizando valores inferiores a um, demonstrando danos para ambas espécies (AGOSTINETTO et al., 2017a).

Tabela 37 - Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis estatura e número de folhas e, produtividade relativa total (PRT) nas proporções de 75:25, 50:50 e 25:75 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

	Estatura (EST)			Número folhas (NF)		
	75 : 25	50 : 50	25 : 75	75 : 25	50 : 50	25 : 75
Temperatura normal/Capacidade campo						
DPR <sub>soja</sub>	-0,12 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	-0,09 ( $\pm 0,00$ )*	-0,04 ( $\pm 0,01$ )*	-0,17 ( $\pm 0,05$ )*	-0,20 ( $\pm 0,04$ )*	-0,11 ( $\pm 0,01$ )*
DPR <sub>caruru</sub>	0,03 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	0,14 ( $\pm 0,02$ )*	-0,00 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	-0,03 ( $\pm 0,00$ )*	0,11 ( $\pm 0,01$ )*	0,02 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>
PRT	0,90 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>	1,05 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,96 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,80 ( $\pm 0,05$ )*	0,69 ( $\pm 0,04$ )*	0,91 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>
Temperatura normal/Déficit hídrico						
DPR <sub>soja</sub>	-0,14 ( $\pm 0,03$ )*	-0,08 ( $\pm 0,02$ )*	-0,00 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	-0,13 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>	-0,06 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	0,07 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,04 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,05 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,01 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,06 ( $\pm 0,01$ )*	0,23 ( $\pm 0,02$ )*	0,22 ( $\pm 0,05$ )*
PRT	0,90 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	0,97 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	1,00 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,93 ( $\pm 0,05$ ) <sup>ns</sup>	1,17 ( $\pm 0,03$ )*	1,29 ( $\pm 0,08$ )*
Temperatura elevada/Capacidade campo						
DPR <sub>soja</sub>	-0,07 ( $\pm 0,02$ )*	-0,04 ( $\pm 0,01$ )*	-0,02 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>	-0,05 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	-0,11 ( $\pm 0,01$ )*	0,05 ( $\pm 0,01$ )*
DPR <sub>caruru</sub>	0,06 ( $\pm 0,00$ )*	0,09 ( $\pm 0,02$ )*	0,04 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,05 ( $\pm 0,01$ )*	0,12 ( $\pm 0,02$ )*	-0,02 ( $\pm 0,01$ ) <sup>ns</sup>
PRT	0,99 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	1,05 ( $\pm 0,01$ )*	1,02 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	1,00 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	1,01 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	1,03 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
Temperatura elevada/Déficit hídrico						
DPR <sub>soja</sub>	0,09 ( $\pm 0,02$ )*	0,03 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>	0,08 ( $\pm 0,01$ )*	-0,07 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	-0,14 ( $\pm 0,01$ )*	-0,01 ( $\pm 0,02$ ) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,10 ( $\pm 0,01$ )*	0,17 ( $\pm 0,02$ )*	0,17 ( $\pm 0,02$ )*	-0,04 ( $\pm 0,01$ )*	0,16 ( $\pm 0,02$ )*	0,09 ( $\pm 0,02$ )*
PRT	1,19 ( $\pm 0,03$ )*	1,20 ( $\pm 0,03$ )*	1,25 ( $\pm 0,03$ )*	0,89 ( $\pm 0,03$ )*	1,02 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>	1,08 ( $\pm 0,03$ ) <sup>ns</sup>

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo, em relação a reta hipotética, pelo teste "t" ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Tabela 38 - Diferenças relativas de produtividade (DPR) para as variáveis área foliar e massa seca da parte aérea e, produtividade relativa total (PRT) nas proporções de 75:25, 50:50 e 25:75 (%) de plantas de soja, associadas com plantas de caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

	Área foliar (AF)			Massa seca da parte aérea (MST)		
	75 : 25	50 : 50	25 : 75	75 : 25	50 : 50	25 : 75
Temperatura normal/Capacidade campo						
DPR <sub>soja</sub>	-0,30 (±0,01)*	-0,27 (±0,01)*	-0,12 (±0,01)*	-0,15 (±0,07) <sup>ns</sup>	-0,11 (±0,02)*	-0,05 (±0,01)*
DPR <sub>caruru</sub>	0,25 (±0,00)*	0,19 (±0,01)*	-0,11 (±0,01)*	0,15 (±0,02)*	0,09 (±0,03) <sup>ns</sup>	0,19 (±0,07) <sup>ns</sup>
PRT	0,95 (±0,02) <sup>ns</sup>	0,91 (±0,00)*	0,77 (±0,01)*	1,00 (±0,08) <sup>ns</sup>	0,99 (±0,03) <sup>ns</sup>	1,14 (±0,07) <sup>ns</sup>
Temperatura normal/Déficit hídrico						
DPR <sub>soja</sub>	-0,40 (±0,01)*	-0,21 (±0,02)*	-0,08 (±0,01)*	-0,21 (±0,04)*	-0,24 (±0,02)*	-0,09 (±0,02)*
DPR <sub>caruru</sub>	0,67 (±0,02)*	0,44 (±0,02)*	0,36 (±0,03)*	0,20 (±0,01)*	0,32 (±0,04)*	0,32 (±0,04)*
PRT	1,27 (±0,03)*	1,22 (±0,04)*	1,28 (±0,02)*	0,98 (±0,06) <sup>ns</sup>	1,08 (±0,05) <sup>ns</sup>	0,91 (±0,02)*
Temperatura elevada/Capacidade campo						
DPR <sub>soja</sub>	-0,89 (±0,01)*	-0,84 (±0,01)*	-0,18 (±0,00)*	-0,15 (±0,01)*	-0,21 (±0,02)*	-0,00 (±0,01) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,41 (±0,00)*	0,64 (±0,01)*	0,10 (±0,01)*	0,08 (±0,01)*	0,10 (±0,01)*	0,20 (±0,05)*
PRT	1,27 (±0,02)*	1,44 (±0,01)*	1,05 (±0,02) <sup>ns</sup>	0,93 (±0,02)*	0,89 (±0,03)*	1,20 (±0,05)*
Temperatura elevada/Déficit hídrico						
DPR <sub>soja</sub>	-0,90 (±0,01)*	-0,86 (±0,01)*	-0,18 (±0,01)*	-0,27 (±0,04)*	-0,26 (±0,02)*	-0,01 (±0,01) <sup>ns</sup>
DPR <sub>caruru</sub>	0,52 (±0,01)*	0,59 (±0,02)*	0,32 (±0,04)*	0,15 (±0,02)*	0,30 (±0,04)*	-0,06 (±0,02) <sup>ns</sup>
PRT	1,43 (±0,03)*	1,48 (±0,02)*	1,33 (±0,03)*	0,88 (±0,05) <sup>ns</sup>	1,04 (±0,03) <sup>ns</sup>	0,92 (±0,03) <sup>ns</sup>

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo, em relação a reta hipotética, pelo teste "t" (p≤0,05). Valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Assumindo que a soja seja mais competitiva que o caruru quando  $CR > 1$ ,  $K_{soja} > K_{caruru}$  e  $C > 0$  (HOFFMAN; BUHLER, 2002) e adotando-se tal critério para comprovar sua superioridade competitiva e a ocorrência de diferenças em pelo menos dois desses índices (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006c), observou-se, para todas as variáveis, que a planta daninha possui maior competitividade do que a cultura em ambas as temperaturas e regimes hídricos adotados (Tabela 39), corroborando com os resultados na análise gráfica.

Tabela 39 - Índices de competitividade entre soja e caruru expressos por competitividade relativa (CR), coeficientes de agrupamento relativo (K) e de competitividade (C), conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH). TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Índices	Estatura (EST)	Número folhas (NF)	Área foliar (AF)	Massa seca da parte aérea (MST)
	Temperatura normal/Capacidade campo			
CR	0,65 ( $\pm 0,03$ )*	0,77 ( $\pm 0,09$ ) <sup>ns</sup>	0,33 ( $\pm 0,01$ )*	0,67 ( $\pm 0,06$ )*
K <sub>soja</sub>	0,70 ( $\pm 0,01$ )*	0,44 ( $\pm 0,07$ ) <sup>ns</sup>	0,29 ( $\pm 0,01$ )*	0,64 ( $\pm 0,05$ )*
K <sub>caruru</sub>	1,81 ( $\pm 0,18$ )*	0,64 ( $\pm 0,02$ )*	2,20 ( $\pm 0,08$ )*	1,50 ( $\pm 0,16$ )*
C	-0,23 ( $\pm 0,03$ )*	-0,09 ( $\pm 0,04$ ) <sup>ns</sup>	-0,46 ( $\pm 0,01$ )*	-0,20 ( $\pm 0,04$ )*
Temperatura normal/Déficit hídrico				
CR	0,75 ( $\pm 0,03$ )*	0,61 ( $\pm 0,07$ )*	0,30 ( $\pm 0,02$ )*	0,32 ( $\pm 0,03$ )*
K <sub>soja</sub>	0,72 ( $\pm 0,06$ )*	0,82 ( $\pm 0,13$ )*	0,40 ( $\pm 0,04$ )*	0,35 ( $\pm 0,04$ )*
K <sub>caruru</sub>	1,25 ( $\pm 0,08$ )*	2,69 ( $\pm 0,25$ )*	19,50 ( $\pm 5,52$ )*	6,19 ( $\pm 2,35$ )*
C	-0,14 ( $\pm 0,02$ )*	-0,28 ( $\pm 0,05$ )*	-0,65 ( $\pm 0,01$ )*	-0,56 ( $\pm 0,04$ )*
Temperatura elevada/Capacidade campo				
CR	0,77 ( $\pm 0,04$ )*	0,64 ( $\pm 0,03$ )*	0,26 ( $\pm 0,00$ )*	0,48 ( $\pm 0,03$ )*
K <sub>soja</sub>	0,84 ( $\pm 0,04$ )*	0,65 ( $\pm 0,04$ )*	0,42 ( $\pm 0,92$ )*	0,40 ( $\pm 0,04$ )*
K <sub>caruru</sub>	1,48 ( $\pm 0,14$ )*	1,61 ( $\pm 0,10$ )*	-8,01 ( $\pm 0,41$ )*	1,51 ( $\pm 0,03$ )*
C	-0,14 ( $\pm 0,03$ )*	-0,22 ( $\pm 0,02$ )*	-0,85 ( $\pm 0,01$ )*	-0,31 ( $\pm 0,02$ )*
Temperatura elevada/Déficit hídrico				
CR	0,80 ( $\pm 0,03$ )*	0,54 ( $\pm 0,02$ )*	0,36 ( $\pm 0,01$ )*	0,31 ( $\pm 0,04$ )*
K <sub>soja</sub>	1,16 ( $\pm 0,11$ )*	0,56 ( $\pm 0,04$ )*	0,65 ( $\pm 0,03$ )*	0,32 ( $\pm 0,03$ )*
K <sub>caruru</sub>	2,01 ( $\pm 0,14$ )*	1,97 ( $\pm 0,17$ )*	-15,09 ( $\pm 4,30$ )*	4,42 ( $\pm 0,85$ )*
C	-0,13 ( $\pm 0,02$ )*	-0,30 ( $\pm 0,02$ )*	-0,69 ( $\pm 0,02$ )*	-0,56 ( $\pm 0,05$ )*

<sup>ns</sup> Não significativo e \* significativo pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses representam os erros padrões das médias.

Culturas que apresentam traços como rápida germinação e crescimento, maior AF e MS possuem vantagem competitiva em relação às plantas daninhas, demonstrando capacidade de supressão dessas plantas (SARDANA et al., 2017). A soja não é considerada forte concorrente em estádios de crescimento precoce,

devendo-se mantê-la livre de plantas daninhas nesta fase, pois a competição pela luz começa geralmente após quatro semanas da semeadura, quando as plantas daninhas crescem mais do que a soja e interceptam a radiação fotossinteticamente ativa (JANNINK et al., 2000).

Para a cultura da soja constatou-se interação entre os fatores temperatura x regime hídrico x competição, para as variáveis morfológicas EST, NF e MSF; observou-se interação temperatura x regime hídrico, temperatura x competição e competição x regime hídrico para AF da cultura; verificou-se interação entre competição x regime hídrico e efeito simples da temperatura para MSC; e, para a variável MST observou-se interação entre temperatura x regime hídrico e temperatura x competição. Para EST, NF e AF do caruru verificou-se interação tripla entre os fatores estudados; observou-se interação entre competição x regime hídrico para MSF; e, para MSC e MST constatou-se interação entre temperatura x competição e competição x regime hídrico.

Em CC verificou-se, em geral, maior EST e AF da soja em temperatura elevada e, para NF, MSF, MSC e MST em ambas as temperaturas, especialmente na normal, em todas as proporções de plantas, com médias superiores no monocultivo da cultura, comparado às demais proporções (Tabelas 40 e 41). Nesta situação, em geral, somente para NF e AF observou-se diferença entre as proporções em mistura com caruru, com diminuição da variável à medida que reduzia a proporção de soja na mistura. Observou-se na temperatura normal sob CC e o monocultivo da cultura maiores valores para estas mesmas variáveis morfológicas da cultura.

Em DH, observou-se redução da EST, AF, MSF e MST da cultura da soja, em ambas as temperaturas, com efeito pronunciado em temperatura normal, principalmente em mistura com caruru, ocorrendo diminuição das variáveis à medida que aumentou a proporção de soja, indicando que a competição interespecífica foi mais prejudicial que a intraespecífica (Tabelas 40 e 41). O decréscimo da AF e EST geralmente leva a diminuição do acúmulo de MS e da taxa de crescimento das plantas. A área foliar é um parâmetro importante para plantas individuais e relaciona-se diretamente com o número e tamanho de folhas. Houve redução do NF da soja em temperatura elevada, com menores valores em DH, especialmente nas maiores proporções da cultura em mistura. Para MSC verificou-se redução em DH, principalmente na temperatura elevada e nas menores proporções de soja.

Tabela 40 - Estatura (EST) número de folhas (NF) e área foliar (AF) da cultura da soja, conduzida em temperatura normal e elevada, submetida a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	EST (cm)		NF (número)		AF (cm <sup>2</sup> )				
Normal	CC	100%	28,75	C <sup>3</sup>	11,97	A	136,25	A			
		75%	23,27	* <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	C	9,22	*a	A	81,84	*a	B
		50%	23,62	*a	C	7,20	*ab	A	61,83	*c	B
		25%	24,00	*a	B	6,75	*b	AB	71,97	*b	C
		C.V. (%)	6,07			17,24			6,41		
	DH	100%	21,83		D	6,03	B	81,64	B		
		75%	17,71	*b	D	5,03	<sup>ns</sup> b	B	37,78	*c	D
		50%	18,19	*b	D	5,33	b	AB	46,70	*b	C
		25%	21,62	a	B	7,61	a	A	55,66	*a	D
		C.V. (%)	7,59			17,96			9,19		
Elevada	CC	100%	48,06	A	6,06	B	127,35	A			
		75%	43,50	*a	A	5,68	b	B	104,21	*a	A
		50%	43,81	*a	A	4,75	*c	B	75,62	*b	A
		25%	44,25	*a	A	7,25	*a	A	98,01	*a	A
		C.V. (%)	5,18			8,92			4,44		
	DH	100%	31,70		B	5,44	B	80,39	B		
		75%	35,62	*b	B	4,90	ab	B	71,02	*b	C
		50%	33,91	bc	B	3,88	*b	B	63,56	*b	B
		25%	41,81	*a	A	5,26	a	B	85,16	a	B
		C.V. (%)	5,77			11,47			6,90		

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Em trabalho avaliando a resposta do tomate em competição com ançarinha-branca, planta daninha C<sub>3</sub> e, caruru, com via C<sub>4</sub>, observou-se potenciais perdas na AF da cultura, aumentando de 33 para 55% nas temperaturas de 21/12 e 26/18°C (dia/noite), respectivamente, independente do competidor (VALERIO et al., 2013). Verificou-se efeito negativo do estresse hídrico isolado na MS, taxa de alongamento foliar e AF de acessos de braquiária (PEZZOPANE et al., 2015). A produtividade do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) foi reduzida 63 e 65% pelo estresse por seca e competição com plantas daninhas, verificando-se que a cultura foi mais sensível ao estresse abiótico, que à interação cultura/planta daninha (PARREIRA et al., 2015).



Tabela 41 - Massa seca de folhas (MSF), caules (MSC) e total (MST) da cultura da soja, conduzida em temperatura normal e elevada, submetida a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	MSF (g)		MSC (g)		MST (g)				
Normal	CC	100%	3,71	A <sup>3</sup>	2,92	A	6,63	A			
		75%	2,87	* <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	A	2,43	<sup>ns</sup> a	A	5,30	<sup>ns</sup> a	A
		50%	2,78	*a	A	2,40	a	A	5,18	a	A
		25%	2,59	*a	B	2,69	a	A	5,29	a	A
			C.V. (%)	11,20		23,62		14,72			
	DH	100%	2,07	C	1,36	B	3,43	C			
		75%	1,16	*ab	B	1,29	a	B	2,46	*a	B
		50%	1,13	*b	C	0,65	*b	C	1,77	*b	C
		25%	1,46	*a	C	0,75	*b	B	2,21	*ab	C
			C.V. (%)	14,03		24,07		14,01			
Elevada	CC	100%	2,96	B	3,10	A	6,06	B			
		75%	2,79	b	A	2,02	*b	A	4,81	*b	A
		50%	2,12	*c	B	1,35	*c	B	3,48	*c	B
		25%	3,25	a	A	2,70	a	A	5,95	a	A
			C.V. (%)	10,26		12,44		6,67			
	DH	100%	2,83	B	1,12	B	3,95	C			
		75%	1,35	*b	B	1,18	a	B	2,52	*b	B
		50%	1,35	*b	C	0,58	*b	C	1,92	*c	C
		25%	3,05	a	AB	0,66	*b	B	3,72	a	B
			C.V. (%)	13,31		12,60		9,58			

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Os resultados permitem inferir que o DH e a competição interespecífica influenciaram mais negativamente nas variáveis da soja, comparados ao fator temperatura. De modo similar, a competição interespecífica causou maior dano à AF e MS de nabo (*Raphanus sativus* L.) e cevada (*Hordeum vulgare* L.) que a intraespecífica (GALON et al., 2017a). A competição intraespecífica para soja e interespecífica para biótipos de capim pé-de-galinha causaram maiores danos aos competidores (FRANCO et al., 2017). Houve redução da AF e MS de trigo e aveia em competição interespecífica (AGOSTINETTO et al., 2017a).

Os efeitos combinados do estresse hídrico e térmico no crescimento e produtividade das plantas geralmente são mais severos que os efeitos individuais de cada fator e, os estádios reprodutivos são mais suscetíveis a estes fatores isolados

ou combinados, que vegetativos (BARNABÁS et al., 2008; De BOECK et al., 2015). Em genótipos de soja cultivados em temperaturas de 34/24°C (dia/noite) foi verificado efeito negativo na AF, MS, vagens e sementes por plantas, peso da semente e de 100 grãos, comparados a temperaturas de 30/22°C, havendo redução ainda maior nessas variáveis em temperaturas de 38/26 e 42/28°C (JUMRANI; BHATIA, 2018). Os autores ainda afirmam que, tanto a temperatura como o estresse hídrico afetaram o crescimento e a produtividade da cultura, mas o efeito foi mais grave quando o estresse hídrico foi imposto a altas temperaturas.

Para caruru em CC, verificou-se, em geral, maiores valores de EST e NF em temperatura elevada e, para NF, MSF, MSC e MST em temperatura normal, em todas as proporções de plantas, com médias superiores em mistura com a soja, comparado ao monocultivo (Tabelas 42 e 43). Nesta situação, para todas as variáveis observou-se diferença entre as proporções em mistura, com aumento dos valores à medida que reduz a proporção de caruru na mistura, exceto para MSF em que não se verificou diferença significativa. Assim, observou-se os maiores valores para as variáveis morfológicas da planta daninha em CC e mistura com a cultura, sob temperatura normal (em menor grau).

Para caruru em DH, constatou-se redução da EST, NF, AF, MSF, MSC e MST, em ambas as temperaturas, com valores ainda mais baixos em temperatura normal, para todas as proporções de plantas, principalmente no monocultivo da planta daninha, indicando que a competição intraespecífica foi mais prejudicial que a interespecífica (Tabelas 42 e 43). Quando analisadas as proporções em mistura com a soja nos tratamentos acima, verificou-se redução das variáveis à medida que aumentou a proporção de caruru. A competição intraespecífica foi mais importante para capim-arroz (*Echinochloa crus-galli* L.) e a interespecífica com soja, resultando em efeitos negativos sobre a morfofisiologia das espécies (BASTIANI et al., 2016).

Observou-se que, em geral, o DH para a planta daninha em ambas as temperaturas, especialmente na normal e a competição intraespecífica, reduziu as variáveis morfológicas, comparado a CC. A partir desses resultados pode-se afirmar que, o regime hídrico e a competição tiveram maior influência nas variáveis morfológicas do caruru que o fator temperatura, assim como verificado para soja. Em sorgo (*Sorghum bicolor* L.) e trigo os efeitos combinados do déficit hídrico e térmico foram mais prejudiciais sobre a produtividade que os efeitos de cada estresse isolado (CRAUFURD; FLOWER; PEACOCK, 2008; PRASAD et al., 2011).

Tabela 42 - Estatura (EST), número de folhas (NF) e área foliar (AF) do caruru, conduzido em temperatura normal e elevada, submetido a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	EST (cm)		NF (número)		AF (cm <sup>2</sup> )	
Normal	CC	100%	49,50	BC <sup>3</sup>	42,72	A	161,53	A
		75%	49,37	b <sup>2</sup> B	43,77	a A	138,36	*c A
		50%	63,31	* <sup>1</sup> a B	33,42	*c C	221,88	*b A
		25%	54,75	b B	38,07	b B	322,04	*a A
		C.V. (%)	7,97		8,03		2,32	
	DH	100%	45,00	C	26,95	B	52,19	C
		75%	45,42	b B	35,18	*ab B	77,21	*c D
		50%	49,78	ab C	39,10	*a B	98,41	*b C
		25%	52,69	*a B	33,03	*b C	192,66	*a C
		C.V. (%)	9,22		8,11		4,35	
Elevada	CC	100%	63,47	A	41,19	A	98,12	B
		75%	66,65	b A	40,00	b AB	111,82	*c B
		50%	75,41	*a A	50,69	*a A	224,48	*b A
		25%	79,94	*a A	48,69	*a A	257,69	*a B
		C.V. (%)	4,87		8,04		1,87	
	DH	100%	54,12	B	41,78	A	65,37	D
		75%	66,75	*b A	46,75	*b A	91,16	*c C
		50%	72,03	*ab AB	55,12	*a A	139,28	*b B
		25%	74,88	*a A	35,03	*c BC	196,30	*a C
		C.V. (%)	5,53		5,66		3,91	

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

O estresse térmico reduziu a MS, número de flores, legumes e sementes de lentilha (*Lens culinaris* Medikus) (SEHGAL et al., 2017). Em trabalho realizado com plantas de cevada o déficit hídrico causou redução na MS e produtividade da cultura (ROLLINS et al., 2013). Em plantas de alcachofra (*Cynara cardunculus* L.) submetidas a estresse térmico e hídrico combinados observou-se redução da MS e crescimento das raízes (SHINOHARA; LESKOVAR, 2014).

Por outro lado, o estresse hídrico teve maior efeito que o térmico sobre a produtividade e os mecanismos bioquímicos de enchimento de sementes de grão-de-bico (*Cicer arietinum* L.), verificando-se membranas danificadas pelos estresses individuais e principalmente combinados e, redução da condutância estomática e teor de clorofila na folha (AWASTHI et al., 2014).

Tabela 43 - Massa seca de folhas (MSF), caules (MSC) e total (MST) do caruru, conduzido em temperatura normal e elevada, submetido a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	MSF (g)		MSC (g)		MST (g)				
Normal	CC	100%	3,52	A <sup>3</sup>	5,02	A	8,55	A			
		75%	3,24	<sup>ns1</sup> a <sup>2</sup>	A	7,47	*b	A	10,71	*b	A
		50%	3,19	a	A	6,99	*b	A	10,18	*b	A
		25%	4,15	a	A	9,70	*a	A	13,85	*a	A
		C.V. (%)	20,80			10,67		11,52			
	DH	100%	2,48		C	3,07	B	5,54	B		
		75%	1,30	*c	B	4,24	*b	B	5,54	b	B
		50%	2,20	b	B	6,90	*a	A	9,10	*a	A
		25%	3,29	*a	B	6,61	*a	BC	9,90	*a	BC
		C.V. (%)	13,53			9,76		8,75			
Elevada	CC	100%	3,28		A	5,10	A	8,38	A		
		75%	3,45	<sup>ns</sup> a	A	7,18	*a	A	10,62	*a	A
		50%	3,10	a	A	6,97	*a	A	10,08	*ab	A
		25%	3,35	a	B	5,92	b	C	9,28	b	C
		C.V. (%)	10,97			7,88		6,40			
	DH	100%	2,65		B	3,12	B	5,78	B		
		75%	1,20	*c	B	4,10	*c	B	5,30	c	B
		50%	2,50	b	AB	6,72	*b	A	9,22	*b	A
		25%	3,42	*a	B	7,78	*a	B	11,20	*a	B
		C.V. (%)	12,02			10,87		9,80			

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Quanto as variáveis fotossintéticas, verificou-se para soja e caruru interação entre os fatores temperatura x regime hídrico x competição, para fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA).

Para a cultura da soja observou-se aumento da A, Gs, Ci e E em temperatura normal e CC, principalmente em mistura com caruru (Tabelas 44 e 45). Analisando-se as proporções em mistura nos tratamentos acima observou-se, em geral, aumento das variáveis à medida que reduz a proporção de soja na mistura. Maiores valores da CE e EUA foram verificados em DH para soja, em temperatura elevada para a primeira variável e normal para a segunda, nas menores proporções de soja.

Tabela 44 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de soja, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	A		Gs		Ci				
			$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$				
Normal	CC	100%	10,06	B <sup>3</sup>	0,089	A	387,29	A			
		75%	14,72	* <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	A	0,228	*b	A	407,41	*b	A
		50%	15,15	*a	A	0,249	*ab	A	455,81	*a	A
		25%	14,51	*a	A	0,263	*a	A	469,88	*a	A
		C.V. (%)	7,90			8,45			2,61		
	DH	100%	10,82		B	0,070	A	313,94	B		
		75%	12,17	a	B	0,045	*b	C	335,74	*b	B
		50%	8,64	*b	C	0,088	*a	C	276,91	*c	C
		25%	8,73	*b	C	0,039	*b	D	364,38	*a	C
		C.V. (%)	8,70			11,75			3,26		
Elevada	CC	100%	15,21		A	0,082	A	375,51	A		
		75%	12,67	*b	AB	0,135	*a	B	256,26	*c	C
		50%	13,75	*b	B	0,053	*c	D	429,98	*a	B
		25%	14,47	*a	A	0,083	b	C	390,87	*b	B
		C.V. (%)	6,01			17,61			2,74		
	DH	100%	11,77		B	0,089	A	319,52	B		
		75%	12,41	b	B	0,117	*b	B	273,29	*a	C
		50%	13,41	*a	B	0,117	*b	B	261,75	*a	C
		25%	12,45	b	B	0,141	*a	B	248,46	*b	D
		C.V. (%)	4,58			8,09			2,01		

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnet ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Quanto às proporções em mistura com caruru, verificou-se aumento da CE das plantas de soja nas menores proporções de soja em mistura e, para EUA verificou-se redução na proporção 50%, comparada as demais (Tabela 45). Observaram-se em geral, maiores valores para as variáveis fotossintéticas da soja em mistura com a planta daninha, sob CC em ambas as temperaturas, com médias superiores na normal.

Verificou-se redução de A, Gs e E da soja em DH, especialmente em temperatura normal e nas menores proporções de soja em mistura (Tabelas 44 e 45). Para Ci e EUA constataram-se, em geral, menores valores em DH, principalmente em temperatura elevada e mistura com caruru, com médias

reduzindo à medida que diminui a proporção da soja. Em temperatura normal, houve redução dos valores de CE, principalmente em DH e nas menores proporções da soja em mistura.

Tabela 45 - Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de soja, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	E		CE		EUA		
			mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		μmol CO <sub>2</sub> mmol H <sub>2</sub> O <sup>-1</sup>		
Normal	CC	100%	1,98	AB <sup>3</sup>	0,025	B	5,14	B	
		75%	3,77	*1a <sup>2</sup>	A	0,036	*a B	3,92	*a B
		50%	4,04	*a	A	0,033	*ab B	3,77	*a B
		25%	4,09	*a	A	0,031	*b C	3,56	*a C
		C.V. (%)	6,23			7,11		12,15	
	DH	100%	1,49		B	0,034	A	7,50	A
		75%	1,55	a	B	0,036	a B	8,57	a A
		50%	1,90	a	C	0,031	a B	4,52	*b B
		25%	0,91	*b	D	0,024	*b D	9,05	a A
		C.V. (%)	20,73			10,13		13,92	
Elevada	CC	100%	2,50	A	0,041	A	6,15	AB	
		75%	3,32	*a	A	0,049	*a A	3,82	*c B
		50%	1,33	*c	C	0,032	*c B	10,91	*a A
		25%	2,26	b	C	0,037	b B	6,57	b B
		C.V. (%)	15,72			6,44		11,52	
	DH	100%	2,49		A	0,037	A	4,78	B
		75%	3,45	*a	A	0,045	*b A	3,60	*b B
		50%	2,91	*b	B	0,051	*a A	4,68	*a B
		25%	3,42	*a	B	0,050	*a A	3,63	*b C
		C.V. (%)	7,60			5,52		13,52	

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnet (p≤0,05) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey (p≤0,05), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey (p≤0,05), em função das temperaturas e regimes hídricos.

O aumento da condutância estomática geralmente confere resistência ao calor em plantas cultivadas sob ampla irrigação em climas quentes, aumentando o resfriamento foliar e reduzindo o hiato entre a temperatura do ar, que pode superar 40°C e, as temperaturas ótimas para a fotossíntese foliar, que se situam geralmente abaixo de 30°C (TAIZ et al., 2017).

Os resultados indicam que, o DH e a competição interespecífica influenciaram mais negativamente nas variáveis fotossintéticas, comparados ao fator temperatura, assim como observado para as variáveis morfológicas da cultura. A competição de soja com leiteira não alterou os parâmetros fotossintéticos e o teor de pigmentos fotossintéticos da cultura, enquanto que, para a planta daninha houve redução dessas variáveis devido a competição com a cultura (ULGUIM et al., 2017)

Em genótipos de soja que foram cultivados a temperaturas médias de 26, 29, 32 e 35°C foi verificado efeito negativo significativo no peso específico da folha e na espessura da folha, observando-se também redução na A, Gs e EUA à medida que aumentaram as temperaturas, enquanto que o Ci e E aumentaram (JUMRANI; BHATIA; PANDEY, 2017). O estresse térmico reduziu mais a produção de sementes de lentilha que o estresse hídrico, enquanto a combinação de ambos inibiu o tamanho e peso da semente, prejudicando a fotossíntese, as relações hídricas e o metabolismo de carboidratos (SEHGAL et al., 2017).

Em temperatura normal e CC da planta daninha em monocultivo, verificou-se maior A, CE e EUA para as duas primeiras variáveis e, em mistura para a última; comparando-se às proporções em mistura para essas variáveis, observou-se aumento dos valores à medida que reduz as proporções de caruru (Tabelas 46 e 47). Para Gs, Ci e E observaram-se, maiores valores em temperatura elevada, principalmente em CC para Ci e DH para as demais variáveis, com médias superiores em mistura; quanto às proporções em mistura verificou-se em geral, aumento das variáveis acima à medida que reduz a proporção de caruru em mistura. Observou-se maiores valores para as variáveis fotossintéticas do caruru sob CC e em mistura com a soja, não havendo influência do fator temperatura.

Em contrapartida, verificou-se redução da A do caruru em DH e temperatura normal, especialmente na maior proporção em mistura; para Gs, Ci e E observou-se redução em temperatura normal, em ambos os regimes hídricos, em mistura para Gs e E e, em monocultivo para Ci (Tabelas 46 e 47). Houve, em geral, diminuição da CE e EUA do caruru em temperatura elevada em ambos os regimes hídricos, principalmente na maior proporção em mistura ou em monocultivo de caruru.

Observou-se, em geral, redução das variáveis fotossintética da planta daninha em temperatura normal e mistura com a soja, não havendo influência do regime hídrico. Em trabalho realizado com plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) em competição com arroz-vermelho verificou-se redução dos parâmetros fotossintéticos em

competição interespecífica para a cultura e competição intraespecífica para a planta daninha (NOHATTO, 2014). Em cereais como trigo e milho (*Zea mays* L.), a seca e o estresse térmico reduziram a fotossíntese, a condutância estomática, a área foliar e a eficiência do uso da água (SHAH; PAULSEN, 2003).

Tabela 46 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci) de plantas de caruru, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	A		Gs		Ci				
			$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$				
Normal	CC	100%	16,40	A <sup>3</sup>	0,076	B	174,87	C			
		75%	10,83	* <sup>1</sup> b <sup>2</sup>	B	0,046	*a	C	189,80	bc	C
		50%	12,13	*b	A	0,046	*a	B	334,07	*a	A
		25%	14,47	*a	A	0,038	*a	B	202,82	*b	B
	C.V. (%)		7,27		25,42		7,51				
	DH	100%	9,72		C	0,052		C	232,77		B
		75%	9,64	b	B	0,061	<sup>ns</sup> a	B	212,61	*a	B
		50%	13,42	*a	A	0,064	a	B	154,18	*b	C
		25%	11,10	b	C	0,062	a	B	211,60	*a	B
	C.V. (%)		10,41		16,72		6,26				
Elevada	CC	100%	12,99		B	0,114		A	286,46		A
		75%	13,15	<sup>ns</sup> a	A	0,104	b	A	303,50	ab	A
		50%	13,36	a	A	0,105	b	A	306,13	*a	AB
		25%	13,26	a	AB	0,132	*a	A	264,45	*b	A
	C.V. (%)		3,41		8,36		4,09				
	DH	100%	12,86		B	0,123		A	271,29		A
		75%	13,26	<sup>ns</sup> a	A	0,107	*c	A	300,75	*a	A
		50%	12,91	ab	A	0,114	bc	A	284,51	ab	B
		25%	12,51	b	B	0,141	*a	A	248,67	*b	A
	C.V. (%)		2,36		8,40		4,25				

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett ( $p \leq 0,05$ ) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Na cultura do milho aos 45 dias após o plantio houve redução da taxa fotossintética em presença das plantas daninhas braquiária e sorgo (*Sorghum arundinaceum* Desv.), enquanto que para estas houve redução na fotossíntese e transpiração, devido ao aumento da densidade e coexistência com o milho



(BARROS et al., 2017). Houve redução de A, Gs, E e do potencial de água na folha de plantas de alcachofra (*Cynara cardunculus* L.) à medida que se aumentou o tempo de exposição em temperaturas elevadas (SHINOHARA; LESKOVAR, 2014) e, o estresse térmico e sua combinação com o déficit hídrico reduziram o desempenho fotossintético de cevada (ROLLINS et al., 2013).

Tabela 47 - Taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, conduzidas em temperatura normal e elevada, submetidas a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função de diferentes proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Competição	E		CE		EUA				
			mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		μmol CO <sub>2</sub> mmol H <sub>2</sub> O <sup>-1</sup>				
Normal	CC	100%	1,82	B <sup>3</sup>	0,094	A	9,20	A			
		75%	1,23	* <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	C	0,057	*b	A	8,81	b	A
		50%	1,21	*a	B	0,036	*c	B	10,41	b	A
		25%	1,06	*a	D	0,072	*a	A	12,99	*a	A
		C.V. (%)	15,25			10,30			13,82		
	DH	100%	1,18		C	0,042	B	8,27	A		
		75%	1,30	ab	C	0,045	c	B	7,42	<sup>ns</sup> b	B
		50%	1,37	*a	B	0,087	*a	A	9,91	a	A
		25%	1,40	*a	C	0,053	*b	B	7,92	b	B
		C.V. (%)	8,39			9,99			13,50		
Elevada	CC	100%	3,11		A	0,045	B	4,18	B		
		75%	3,08	a	A	0,043	b	B	4,28	b	C
		50%	2,68	*b	A	0,044	b	B	5,00	*a	B
		25%	3,10	a	B	0,050	*a	B	4,29	b	C
		C.V. (%)	3,50			3,83			5,98		
	DH	100%	3,21		A	0,048	B	4,00	B		
		75%	2,73	*c	B	0,044	<sup>ns</sup> b	B	4,86	*a	C
		50%	3,08	b	A	0,045	b	B	4,22	b	B
		25%	3,41	a	A	0,051	a	B	3,67	c	C
		C.V. (%)	4,71			5,39			5,28		

<sup>1</sup> Médias seguidas na coluna por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente pelo teste de Dunnett (p≤0,05) comparando as proporções de plantas em relação ao monocultivo (100%), em função de cada temperatura e regime hídrico. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra minúscula na coluna, comparando as proporções de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey (p≤0,05), em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>3</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção, não diferem entre si pelo teste de Tukey (p≤0,05), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Em relação ao potencial de água nas folhas observou-se interação entre os fatores temperatura, regime hídrico e competição tanto para soja, como para caruru.

O potencial hídrico é comumente utilizado como medida do status hídrico da planta, que geralmente apresenta potenciais hídricos negativos (TAIZ et al., 2017).

Verificou-se, em geral, valores mais negativos para o potencial de água na folha no tratamento sob DH, em ambas as temperaturas avaliadas e, principalmente na proporção de 50% tanto para soja, quanto para caruru (Tabela 48). Podendo-se afirmar que, a competição interespecífica e o DH tiveram maior capacidade de reduzir o potencial de água na folha, comparados à temperatura, assim como verificado na maioria das variáveis apresentadas anteriormente, causando estresse moderado nas plantas avaliadas.

Tabela 48 - Potencial de água na folha (MPa) de plantas de soja e caruru, conduzidos em temperatura normal e elevada, submetidos a capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH), em função das proporções de plantas. TAMU, College Station/TX/EUA, 2017.

Temperatura	Regime hídrico	Soja				Caruru			
		100%	50%			100%	50%		
Normal	CC	-0,234	<sup>ns1</sup> B <sup>2</sup>	-0,386	B	-0,600	*C	-0,418	D
	DH	-1,153	*A	-1,845	A	-0,965	*AB	-1,792	A
Elevada	CC	-0,427	*B	-0,896	B	-0,750	<sup>ns</sup> BC	-0,810	C
	DH	-1,090	*A	-1,548	A	-1,143	*A	-1,431	B
C.V. (%)		12,58				7,26			

<sup>1</sup> Médias seguidas na linha por <sup>ns</sup> e \* indicam diferença não significativa e significativa, respectivamente, pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ), comparando as proporções de plantas em função das temperaturas e regimes hídricos. <sup>2</sup> Médias seguidas por mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada proporção de plantas, não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ), em função das temperaturas e regimes hídricos.

Em plantas submetidas a estresse hídrico moderado ocorrem diversas mudanças fisiológicas devido à desidratação, sendo que o processo mais afetado pelo déficit hídrico é a expansão celular, seguido pela síntese de parede celular e proteica. Em potenciais de água mais negativos ocorre redução da condutância estomática e fotossíntese, com posterior acúmulo de solutos e ácido abscísico, que induz o fechamento estomático durante o estresse hídrico. A capacidade em controlar a abertura estomática permite as plantas responderem rapidamente ao ambiente em transformação, evitando a perda de água excessiva (TAIZ et al., 2017).

Vale ressaltar que, a sensibilidade de determinado processo fisiológico ao déficit hídrico é reflexo da estratégia da planta em lidar com uma faixa de variação de água em seu ambiente (TAIZ et al., 2017). E, embora a seca seja o único fator

abiótico que se sabe que afeta o estado da água das plantas, a gravidade do efeito é altamente dependente da temperatura predominante (JUMRANI; BHATIA, 2018).

Com base nos resultados observados é possível inferir que, em geral, os parâmetros morfológicos e fotossintéticos da cultura e da planta daninha foram incrementados em temperatura normal de 28/23°C (dia/noite) sob CC, reduzindo sob temperatura elevada (34/28°C) em ambos os regimes hídricos utilizados, mas principalmente sob DH e, sob temperatura normal e DH verificou-se os menores valores para estas variáveis, sugerindo-se que o regime hídrico causou maior efeito sobre as variáveis comparado ao fator temperatura. Quanto à competição, para as variáveis morfológicas e fotossintéticas da soja observou-se efeito negativo da competição interespecífica e, da intra e interespecífica para os parâmetros morfológicos e fotossintéticos do caruru, respectivamente.

A alta temperatura e o déficit de água são os principais fatores abióticos que restringem o crescimento da planta e, apesar desses dois estresses geralmente ocorrerem ao mesmo tempo, pouco se sabe sobre o efeito combinado desses fatores sobre o comportamento e traços fisiológicos das plantas. Os programas de melhoramento de plantas têm papel fundamental no desenvolvimento de cultivares tolerantes a estresses ambientais, pois os mecanismos envolvidos na tolerância a seca e altas temperaturas podem ser diferentes, havendo a necessidade de uma abordagem integrada das respostas das plantas, que auxiliará na previsão de possíveis efeitos das mudanças climáticas futuras na produção de soja, melhorando sua produtividade e competitividade na interação com plantas daninhas.

Existem trabalhos relatando as respostas de plantas com diferentes vias fotossintéticas ( $C_3$  ou  $C_4$ ) a temperatura elevada e DH, isolados ou combinados principalmente ao elevado  $CO_2$ , contudo, há variação considerável nessas respostas (VALERIO et al., 2011; VALERIO et al., 2013; ZISKA, 2000). A via fotossintética das plantas é mais fator a ser considerado, visto que maioria das espécies de plantas daninhas que causam perdas na produtividade de culturas são plantas  $C_4$ , enquanto a maioria das culturas com relevâncias são  $C_3$  (PATTERSON, 1995). Devido a essa distribuição diferencial das vias  $C_4$  e  $C_3$  entre plantas daninhas e culturas, pesquisas têm estudado os efeitos das mudanças climáticas em plantas com essas diferentes rotas fotossintéticas (ALBERTO et al., 1996; FROUD-WILLIAMS, 1996; ZISKA, 2000).

Em adição, plantas  $C_4$  têm vantagens em crescimento sob condições extremas, tais como alta temperatura, baixa disponibilidade de água, alta radiação ou salinidade do solo (SAGE, 2004), podendo apresentar vantagens em interações cultura/plantas daninhas. Assim, compreender as relações entre culturas e plantas daninhas, bem como a biologia e ecologia das espécies presentes é a chave para o gerenciamento bem sucedido em sistemas agrícolas (BAJWA; WALSH; CHAUHAN, 2017; RAMESH; RAO; CHAUHAN, 2017), pois a competição em comunidades de plantas pode ser alterada sob estresse, influenciando a composição das espécies.

Prever o futuro de qualquer espécie representa desafio sem precedentes à luz dos muitos fatores ambientais e biológicos que interferem no comportamento das plantas e que também interagem com as alterações climáticas globais. A resposta das plantas a combinação de diferentes estresses abióticos é única, e não pode ser extrapolada diretamente para cada um dos diferentes estresses individualmente (ROLLINS et al., 2013). Dessa forma, há necessidade de abordagem multidisciplinar no contexto das mudanças climáticas para entender os mecanismos de adaptação das plantas a estes fatores, uma vez que cada espécie irá responder de formas diferentes aos estímulos ambientais.

#### **6.4 Conclusões**

O caruru possui competitividade superior a soja nas combinações de temperaturas (temperatura normal e elevada) e regimes hídricos (capacidade de campo e déficit hídrico) adotados.

O DH, em geral, influencia mais negativamente nos parâmetros morfológicos e fotossintéticos da cultura e planta daninha, comparado a temperatura elevada.

A competição intraespecífica interfere negativamente nos parâmetros morfológicos do caruru e a interespecífica nas variáveis fotossintéticas, enquanto que para soja a competição interespecífica, em geral, foi mais prejudicial.

## **6 CAPÍTULO V – Influência do CO<sub>2</sub> e luz nas características morfofisiológicas de plantas de caruru, picão-preto e soja**

### **6.1 Introdução**

A sobrevivência e crescimento das plantas dependem basicamente dos recursos disponíveis no ambiente, como dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), água, luz e nutrientes e, a obtenção de cada um desses recursos pode ser dependente da aquisição prévia de outro. Por exemplo, a absorção de luz no comprimento de onda adequado e nitrogênio são necessários para a assimilação de carbono no processo fotossintético (TAIZ et al., 2017).

O CO<sub>2</sub> é reconhecido como recurso necessário na fotossíntese das plantas e, vários estudos demonstraram que o aumento da concentração estimula o crescimento vegetal. No entanto, as plantas respondem de forma diferente a mudanças de recursos e, por esta razão, há ampla variação nas respostas fotossintéticas e de crescimento em culturas e plantas daninhas ao aumento de CO<sub>2</sub> (ZISKA; BUNCE, 1997). Sob condições de limitação de luz, a absorção líquida de CO<sub>2</sub> é aumentada, pois o mesmo inibe a reação de oxigenação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (rubisco) (LONG; DRAKE, 1991). Além disso, o aumento de CO<sub>2</sub> permite elevação da fotossíntese nas folhas sob todas as condições de iluminação (BISHOP et al., 2015).

A luz tem conexão com vários processos nas plantas, inclusive relacionados à tolerância ao estresse, tanto biótico quanto abiótico (SVYATYNA; RIEMANN, 2012). A medição da taxa fotossintética através da confecção de curvas de resposta à luz permite determinar o ponto de compensação de luz, que representa o valor em que a taxa de liberação de CO<sub>2</sub> pela respiração e assimilação do mesmo pela

fotossíntese são iguais (TAIZ et al., 2017). Plantas com menor ponto de compensação de luz apresentam maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> em condições de reduzida disponibilidade de luz (DIAS-FILHO, 2002).

O impacto da luz sobre as plantas não está somente relacionado à magnitude da densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) que atinge o dossel, mas também à qualidade e à duração da irradiância (MAJEROWICZ; PERES, 2004). O efeito direto da qualidade da luz sobre a fotossíntese e ontogênese caracteriza esse recurso como o mais importante no desenvolvimento e no crescimento das plantas (JIAO; LAU; DENG, 2007; MEROTTO Jr; FISCHER; VIDAL, 2009). Estes efeitos manifestam-se precocemente sobre as plantas e, antes mesmo que ocorra qualquer redução na radiação fotossinteticamente ativa, os sinais de luz percebidos pelos fotorreceptores detectam o nível de competição entre as plantas (LARCHER, 2000).

Os sinais de luz são percebidos nas plantas através de fotorreceptores específicos como fitocromos, criptocromos, fototropinas e, principalmente clorofilas (TAIZ et al., 2017). Os pigmentos das plantas absorvem luz nos comprimentos de onda de 300 a 700nm (luz violeta a vermelha), sendo que comprimentos de onda entre 710 a 730 (vermelho distante) não são absorvidos, sendo refletidos ou transmitidos. Com isso, a alteração da razão entre a radiação vermelha/vermelho distante (V/VD) é percebida pelo fitocromo das plantas vizinhas, causando respostas anatômicas, morfológicas e fisiológicas nestas (MACEDO et al., 2011). Em ambiente sombreado quando a relação V/VD é reduzida o alongamento do colmo é favorecido em detrimento do crescimento generalizado (LARCHER, 2000).

As clorofilas apresentam dois picos de absorção de luz, sendo um no comprimento de onda do vermelho (600 a 700nm) e outro no azul (440-476nm) (CHEN; BLANKENSHIP, 2011). A absorção de luz no comprimento vermelho é o componente básico do espectro de luz para fotossíntese e crescimento das plantas. A luz vermelha aplicada isolada ou em combinação com luz branca aumentaram o crescimento de alface, ativando os seus sistemas antioxidantes (LIN et al., 2013). A absorção de luz com espectro no comprimento azul também afetou diretamente características das plantas, ativando criptocromos e sistemas de absorção de clorofilas e carotenoides, estimulando o acúmulo de biomassa em plantas de alface (TAIZ et al., 2017; JOHKAN et al., 2010).

Existem na literatura trabalhos que relatam a resposta fotossintética ao CO<sub>2</sub> e luz em soja (VÍTOLO, 2011; BERTOLLI, 2012), porém há poucas informações sobre esse tema em plantas daninhas da cultura, como picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e caruru (*Amaranthus viridis* L.), bem como a influência da qualidade de luz sobre estas espécies. Dessa forma, os objetivos do trabalho foram analisar as respostas fotossintéticas ao CO<sub>2</sub> e luz em caruru, picão-preto e soja; e, determinar a influência da qualidade de luz em características morfofisiológicas nas três espécies.

## 6.2 Material e Métodos

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação pertencente ao CEHERB/FAEM/UFPEL no período de novembro de 2016 a janeiro de 2017, em delineamento completamente casualizado, com seis repetições. A cultivar de soja utilizada foi a NA 5909 RG e as sementes de caruru e picão-preto foram coletadas em área não agrícola, no município de Liberato Salzano, Rio Grande do Sul (RS).

As unidades experimentais para as curvas A/Ci (A representa assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e Ci concentração intercelular de CO<sub>2</sub>) e A/DFFFA constaram de vasos com capacidade de 4L e diâmetro de 22cm preenchidos com solo classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo, de textura franco-arenosa, pertencente à unidade de mapeamento Pelotas (EMBRAPA, 2009). A fertilidade foi corrigida pela aplicação de 160kg ha<sup>-1</sup> de adubo na formulação 10-20-20 de acordo com análise de solo (SOCIEDADE..., 2004). Semeou-se cinco sementes em cada vaso e, sete dias após a emergência (DAE), realizou-se desbaste, com população final de uma planta por unidade experimental.

Para análise das respostas fotossintéticas ao CO<sub>2</sub>, curvas A/Ci (experimento I) foi conduzido experimento em esquema fatorial 3x17, onde o fator A correspondeu às espécies de plantas (caruru, picão-preto e soja) e, o fator B, às concentrações de CO<sub>2</sub> (0, 10, 20, 40, 80, 100, 150, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800 e 2000 μmol mol<sup>-1</sup>). As medidas foram realizadas sob fluxo de fótons de 1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para espécies C<sub>3</sub> e 1400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para C<sub>4</sub>, temperatura da folha em 28°C e fluxo de ar de 500 μmol s<sup>-1</sup>.

As avaliações foram realizadas no período de maior atividade fotossintética (9 às 15hs), quando as plantas de soja estavam em estágio V<sub>6</sub>-V<sub>8</sub>; picão-preto entre 6-

9 folhas; e, caruru entre 8-10 folhas (45 DAE). As curvas A/Ci foram realizadas variando-se a concentração de CO<sub>2</sub> do ar dentro da câmara de amostragem de analisador de gases no infravermelho (IRGA), marca LI-COR, modelo LI-6400.

Para a realização das curvas A/DFFFA (experimento II) variou-se a DFFFA incidente na superfície da folha com auxílio do IRGA, conforme descrito por Bertolli (2012). O experimento foi conduzido em esquema fatorial 3x17, onde o fator A correspondeu às espécies de plantas e, o fator B aos níveis de DFFFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) conforme experimento I. Durante as leituras foi estabelecido injeção de CO<sub>2</sub> dentro da câmara de  $400\mu\text{mol mol}^{-1}$ , temperatura da folha em 28°C e fluxo de ar de  $500\mu\text{mol s}^{-1}$ .

Para a determinação do ponto de compensação ao CO<sub>2</sub> (PCC) ou a luz (PCL); a eficiência de carboxilação (EC) ou a eficiência quântica aparente (EQA); e, a resposta de A em função do aumento de 0 a 100 de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) ou DFFFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), foi ajustada a função linear, conforme Agostinetto et al. (2017):

$$y = a + bx$$

onde: “y” representa a resposta da fotossíntese líquida (A), “a” e “b” são parâmetros da curva, e x representa o CO<sub>2</sub> ou a DFFFA utilizada. Com base nessa equação, foi possível a determinação da respiração através do parâmetro “a”; PCC ou PCL quando o valor de A for zero; e, EC ou EQA representada pelo coeficiente “b” da equação linear.

Os dados obtidos foram submetidos aos testes de Shapiro-Wilk e Hartley, para avaliação da normalidade e homocedasticidade, respectivamente, e posteriormente à análise da variância ( $p \leq 0,05$ ). Havendo significância, os dados da taxa fotossintética em função da concentração de CO<sub>2</sub> ou DFFFA foram ajustados ao modelo da hipérbole de dois parâmetros, conforme Agostinetto et al. (2017):

$$y = y_0 + (ax/b+x)$$

onde “y” representa a resposta em função do CO<sub>2</sub> ou da DFFFA, “y<sub>0</sub>” indica o valor da variável quando o CO<sub>2</sub> ou a DFFFA for zero, e “a” e “b” são os parâmetros da equação, e “x” representa o CO<sub>2</sub> ou a DFFFA.

Para a análise da qualidade de luz (experimento III) os tratamentos foram arranjos em esquema fatorial, cujo fator A foi composto por diferentes espectros de luz (azul, vermelha ou branca); e, o fator B, por distintas espécies de plantas (caruru, picão-preto ou soja). As unidades experimentais foram compostas por vasos com capacidade de 750mL preenchidos com mesmo solo e fertilidade corrigida,



conforme descrito no experimento I. Foram semeadas seis sementes por vaso e, sete DAE, realizou-se desbaste, com população final de duas plantas por unidade experimental.

Os vasos foram cobertos, logo após a semeadura, com filmes de celofane de diferentes cores (azul, vermelho e transparente para a luz branca) dependendo do tratamento, sobre uma estrutura de madeira, sendo que os filmes foram trocados a cada dois dias. Os filmes usados compreendem as faixas de comprimento de onda de 425-490, 640-740 e 400-740nm para os filmes azul, vermelho e transparente, respectivamente, conforme descrito por Venske et al. (2013).

Avaliaram-se parâmetros fotossintéticos, teor de clorofila (CLO), estatura (EST), área foliar (AF) e massa seca (MS) de plantas, conforme metodologia descrita nos Capítulos I e II. As variáveis foram analisadas quando as plantas de soja estavam em estágio  $V_2$ - $V_4$ , de picão-preto entre 5-7 folhas e, caruru entre 6-8 folhas (cerca de 30 DAE).

Os dados obtidos foram analisados quanto à normalidade e, posteriormente, submetidos à análise de variância ( $p \leq 0,05$ ). No caso de ser constatada significância estatística, o efeito de espécies e espectros de luz foram comparadas pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ).

### 6.3 Resultados e Discussão

Os experimentos da análise fotossintética em resposta ao  $CO_2$  e a luz evidenciaram significância para as três espécies estudadas, sendo que os dados ajustaram-se adequadamente aos modelos das equações de hipérbole ou linear (Figuras 18 e 19).

O ponto de saturação ao  $CO_2$  (PSC) para caruru, picão-preto e soja foi de 349, 540 e 370  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , respectivamente. Constatou-se a assimilação máxima em  $CO_2$  saturante de 12,72, 12,66 e 7,91  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para caruru, picão-preto e soja, em sequência (Figura 18A). Os valores de PSC e fotossíntese foram similares aos observados para soja e braquiária (*Brachiaria brizantha*) (VÍTOLO, 2011; BERTOLLI, 2012). Em plantas de capim-arroz (*Echinochloa* spp.) a variação do  $CO_2$  entre 200 e 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  incrementou na taxa fotossintética, sendo que, a partir de 600  $\mu\text{mol mol}^{-1} CO_2$  a variável tende a estabilizar (GARCIA et al., 2015).

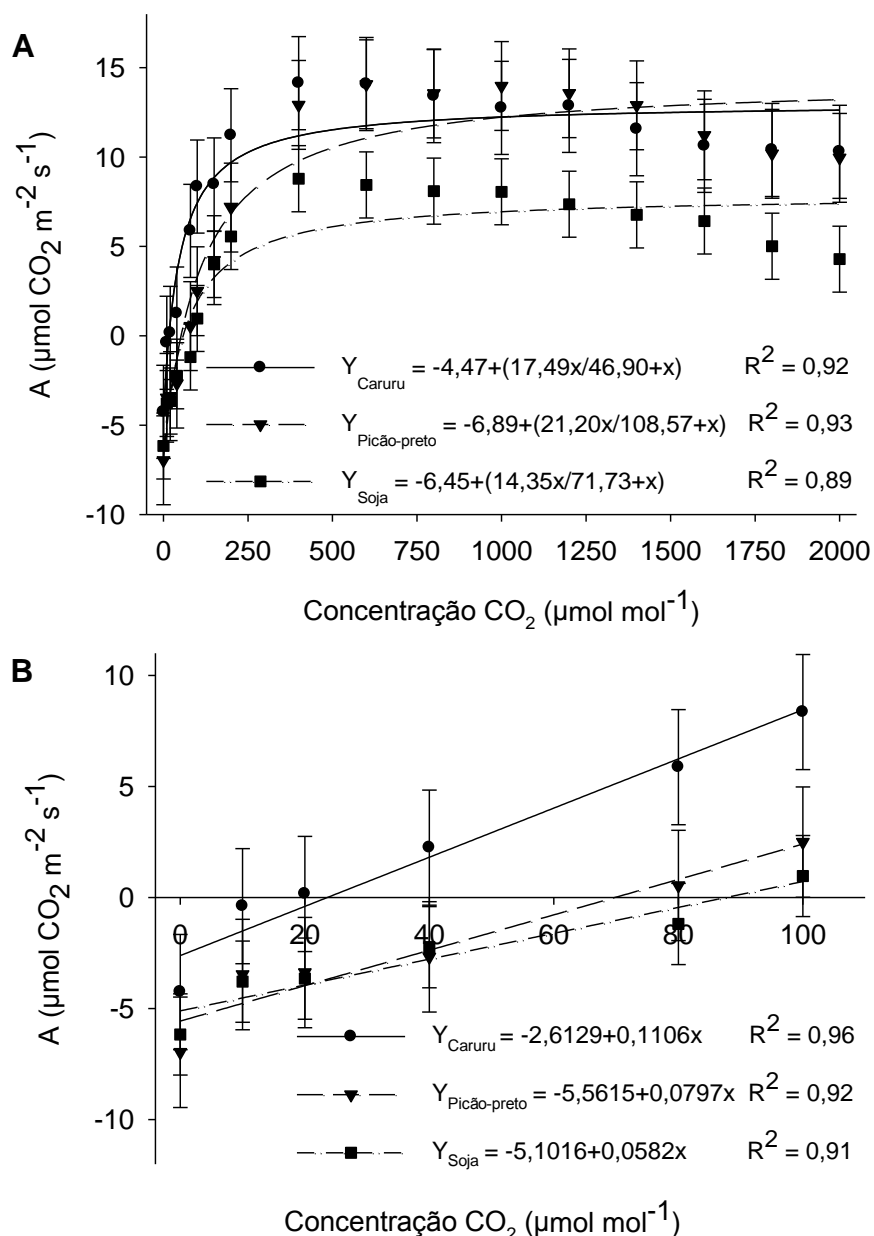


Figura 18 - Efeito da concentração de CO<sub>2</sub> sobre a taxa fotossintética (A) de caruru, picão-preto e soja e, porção linear de 0 a 100 μmol mol<sup>-1</sup> de CO<sub>2</sub> (B). FAEM/UFPel, Capão do Leão/RS, 2017. Barras representam o intervalo de confiança para cada espécie entre as diferentes concentrações de CO<sub>2</sub> (p ≤ 0,05).

Em plantas C<sub>4</sub> a saturação da fotossíntese pelos níveis de CO<sub>2</sub> acontece em baixas concentrações de CO<sub>2</sub>, o que se deve ao fato de que estas plantas já possuem mecanismo eficiente de concentração deste gás nas células da bainha do feixe vascular. Por outro lado, em plantas C<sub>3</sub>, aumentando-se a concentração de CO<sub>2</sub> acima do ponto de compensação estimula-se a fotossíntese e a saturação acontece com concentração alta de CO<sub>2</sub> (TAIZ et al., 2017). Entretanto, maiores valores de C<sub>i</sub> podem estimular o fechamento dos estômatos em algumas espécies,

reduzindo o influxo de CO<sub>2</sub> para a cavidade subestomática (DOUBNEROVA; RYSLAVA, 2011), diminuindo a condutância estomática.

A EC determinada pelo coeficiente angular da equação linear foi de 0,1106, 0,0797 e 0,0582 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> Pa<sup>-1</sup> para caruru, picão-preto e soja, respectivamente (Figura 18B). Observou-se que, houve redução da EC de 28% para picão-preto e 47% para soja, comparados ao caruru. O PCC foi de cerca de 23, 70 e 88 μmol mol<sup>-1</sup> de CO<sub>2</sub> para caruru, picão-preto e soja, respectivamente, verificando-se redução de 74% para caruru e 20% para picão-preto, comparados a soja. Resultados similares para EC e PCC foram encontrados para soja e braquiária (VÍTOLO, 2011; BERTOLLI, 2012).

O aumento do CO<sub>2</sub> estimula a fotossíntese em plantas C<sub>3</sub>, aumentando o gradiente de concentração de CO<sub>2</sub> do ar no interior da folha, diminuindo a perda de CO<sub>2</sub> via fotorrespiração. Plantas C<sub>4</sub> já possuem mecanismo concentrador de CO<sub>2</sub> no local de carboxilação da rubisco, eliminando a perda de carbono fotorrespiratória (ZISKA; BUNCE, 1997). Assim, em função do aparato de concentração de CO<sub>2</sub>, as espécies C<sub>4</sub> possuem tipicamente atividade de carboxilação superior às C<sub>3</sub> (SAGE, 2002) e, como consequência, para alcançarem determinada taxa de fotossíntese, plantas C<sub>4</sub> necessitam de menos rubisco que as C<sub>3</sub> e, requerem menos nitrogênio para crescer, podendo apresentar vantagens em ambientes ensolarados, áridos e com elevada temperatura (TAIZ et al., 2017).

Em adição, o mecanismo concentrador de CO<sub>2</sub> permite a folha manter taxas fotossintéticas altas com valor de C<sub>i</sub> mais baixos, que requerem taxas menores de condutância estomática para uma determinada taxa de fotossíntese, podendo as plantas C<sub>4</sub> usar água e nitrogênio mais eficientemente que as C<sub>3</sub> (TAIZ et al., 2017). Por outro lado, o custo energético adicional desse mecanismo torna as plantas C<sub>4</sub> menos eficientes quanto à utilização da luz, provavelmente esta é uma razão pela qual, em regiões temperadas, a maioria das plantas adaptadas à sombra pertence ao grupo das C<sub>3</sub> (TAIZ et al., 2017).

O ponto de saturação de luz (PSL) para caruru, picão-preto e soja foi cerca de 905, 720 e 798 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, respectivamente. Verificou-se a assimilação máxima em luz saturante de 10,63, 12,54 e 13,88 μmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para caruru, picão-preto e soja, respectivamente (Figura 19A). Os valores de PSL e fotossíntese estão na faixa observada para soja, braquiária, buva (*Conyza bonariensis* L.) e leiteira (*Euphorbia heterophylla* L.) (BERTOLLI, 2012; SILVA et al., 2017; AGOSTINETTO et al., 2017c).

A limitação do incremento da fotossíntese em função do aumento da DFFFA pode ser restrita pela limitação das reações da carboxilação pela rubisco e ainda pela saturação de energia pelo sistema coletor de luz (PESSARAKLI, 2005). No ponto de saturação de luz o incremento da fotossíntese é mínimo com o aumento da intensidade luminosa. Os pigmentos fotossintéticos são responsáveis pela captação da energia da luz solar e quando a planta atinge o ponto de saturação de luz, os pigmentos fotossintéticos já estão todos excitados e a planta não tem como captar mais energia (AGOSTINETTO et al., 2017c).

A EQA determinada pelo coeficiente angular da equação linear foi de 0,0266, 0,0542 e 0,0546  $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fótons}^{-1}$  para caruru, picão-preto e soja, respectivamente, observando-se redução de 50% na EQA do caruru comparado a soja e picão-preto (Figura 19B). Resultados similares foram relatados para a cultura da soja e braquiário (BERTOLLI, 2012). A eficiência quântica refere-se à relação entre a assimilação de  $\text{CO}_2$ , nesse caso, e o número de fótons de luz absorvidos, e varia de zero (0) a um (1) (TAIZ et al., 2017).

Em plantas  $\text{C}_4$ , a redução da EQA pode ser causada pelas necessidades adicionais de energia do mecanismo concentrador de  $\text{CO}_2$ , enquanto que nas  $\text{C}_3$  pode ocorrer devido à perda de energia pela fotorrespiração (TAIZ et al., 2017). Assim, em espécies  $\text{C}_3$  expostas a baixas taxas de oxigênio ( $\text{O}_2$ ) ocorre redução da fotorrespiração e aumento da EQ, enquanto que nas  $\text{C}_4$  a eficiência permanece constante, pois o mecanismo concentrador de  $\text{CO}_2$  elimina sua liberação via fotorrespiração (TAIZ et al., 2017).

Fazendo-se o inverso do coeficiente angular da equação linear, observa-se que são necessários cerca de 38  $\mu\text{mol}$  de fótons para fixação de um  $\mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2$  para caruru e, para picão-preto e soja 18  $\mu\text{mol}$  de fótons, indicando diferenças entre espécies na eficiência de utilização de ATP e NADPH no ciclo de Calvin. O PCL variou entre as espécies de cerca de 76, 70 e 52  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de DFFFA para caruru, picão-preto e soja, respectivamente, observando-se redução de 8% para picão-preto e 32% para soja, comparados ao caruru (Figura 19B). Valores de ponto de compensação de luz baixos permitem manter equilíbrio positivo na assimilação de  $\text{CO}_2$  sob baixa luminosidade, podendo favorecer a habilidade competitiva entre plantas (DIAS-FILHO, 2002). Em adição, espécies com mecanismo  $\text{C}_3$  atingem taxas positivas de absorção de  $\text{CO}_2$  em valores mais baixos de DFFFA que plantas  $\text{C}_4$ ,

podendo sobreviver em ambientes limitados pela luz, devido a taxas de respiração mais baixas (TAIZ et al., 2017).

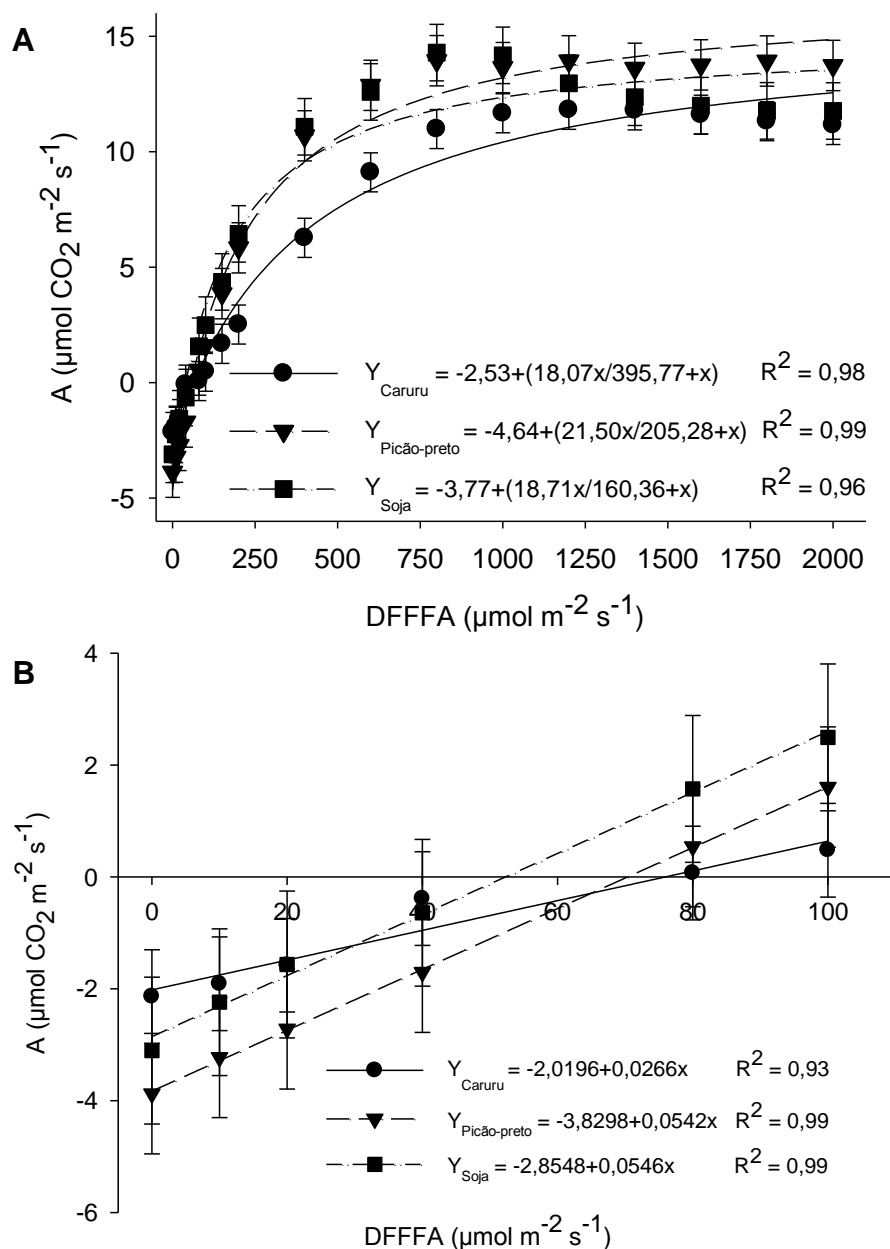


Figura 19 - Efeito da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (DFFFA) sobre a taxa fotossintética (A) de caruru, picão-preto e soja e, porção linear de 0 a  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de DFFFA (B). FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2017. Barras representam o intervalo de confiança para cada espécie entre as diferentes DFFFA ( $p \leq 0,05$ ).

No experimento de qualidade de luz, observou-se interação entre os fatores espécies de plantas e espectro de luz para as variáveis fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de  $\text{CO}_2$  subestomática (Ci), taxa de

transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) (Tabela 49).

Analisando-se o comportamento das espécies para os parâmetros A, Gs, Ci, E e CE observou-se que, em geral, independente do espectro de luz utilizado o picão-preto, seguido pela cultura da soja, ambas com rota fotossintética C<sub>3</sub>, apresentaram maiores valores para estas variáveis quando comparados ao caruru, que possui via C<sub>4</sub> (Tabela 49). Para a EUA, verificou-se que, em geral, o caruru foi mais eficiente que o picão-preto e a soja, independente do espectro de luz. Resultados similares a estes foram encontrados por Oliveira (2017) trabalhando com arroz, arroz-vermelho e capim-arroz. Em pepino verificou-se incremento da taxa fotossintética quando submetido a luz azul (WANG; XU; CUI, 2015).

Na comparação de espectros dentro de espécies constatou-se incremento das variáveis A e CE para as três espécies quando submetidas à luz azul (Tabela 49). Para A observou-se aumento de 35, 26 e 17% para caruru, picão-preto e soja, respectivamente em luz azul e, incremento de 28% para picão-preto e redução de 9% para soja sob luz vermelha, comparadas a luz branca. Para CE observou-se aumento de 33, 20 e 25% para caruru, picão-preto e soja, respectivamente em luz azul e, incremento de 26% para picão-preto e 12% para soja sob luz vermelha, comparadas a luz branca.

Verificou-se incremento de 21 e 38% na Gs do caruru sob luz azul, comparada a vermelha e branca, respectivamente e para Gs da soja observou-se aumento de 15 e 48% sob luz branca, comparada a azul e vermelha, respectivamente (Tabela 49). Observou-se aumento de cerca de 5% na Ci do picão-preto sob luz vermelha e branca, comparada a azul e, para Ci da soja verificou-se redução de 16 e 13% em luz vermelha, comparada a branca e azul, respectivamente.

Observou-se redução de cerca de 15 e 25% na E do caruru sob luz vermelha e branca, respectivamente, comparadas a azul; para picão-preto constatou-se redução em torno de 9 e 28% na E sob luz azul e branca, em sequência, comparadas a luz vermelha e, para E da soja observou-se redução de cerca de 15 e 30% sob luz azul e vermelha, respectivamente, comparada a branca (Tabela 49). Constatou-se incremento de 43 e 18% da EUA da soja sob luz azul e vermelha, respectivamente, comparadas a branca.

Tabela 49 - Fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), concentração de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (CE) e eficiência do uso da água (EUA) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliados sob diferente qualidade de luz. FAEM/UFPeL, Capão do Leão/RS, 2017.

Espécies	Luz		
	Azul	Vermelha	Branca
A ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )			
Caruru	8,01 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	5,18 Cb	5,16 Bb
Picão-preto	10,82 Aa	11,18 Aa	8,01 Ab
Soja	10,15 Aa	7,74 Bb	8,46 Ab
C.V. (%)	7,34		
Gs ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )			
Caruru	0,14 Ca	0,11 Cb	0,09 Bb
Picão-preto	0,52 Aa	0,46 Aa	0,43 Aa
Soja	0,34 Bb	0,21 Bc	0,40 Aa
C.V. (%)	14,15		
Ci ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )			
Caruru	161,21 Ba	151,57 Ca	151,71 Ba
Picão-preto	274,82 Aa	262,70 Aab	258,08 Ab
Soja	260,18 Aa	226,98 Bb	272,81 Aa
C.V. (%)	6,49		
E ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )			
Caruru	2,76 Ba	2,36 Cab	2,07 Cb
Picão-preto	7,24 Aa	7,97 Aa	5,72 Bb
Soja	7,72 Ab	6,48 Bc	9,23 Aa
C.V. (%)	12,08		
CE ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )			
Caruru	0,051 Aa	0,035 Bb	0,034 Ab
Picão-preto	0,039 Aa	0,042 Aa	0,031 Ab
Soja	0,040 Aa	0,034 Bab	0,030 Ab
C.V. (%)	13,92		
EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )			
Caruru	2,98 Aa	2,28 Ab	2,54 Aab
Picão-preto	1,51 Ba	1,41 Aa	1,42 Ba
Soja	1,32 Ba	1,19 Aa	0,92 Cb
C.V. (%)	18,52		

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada espécie para cada qualidade de luz, não diferem significativamente pelo teste Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada qualidade luz para cada espécie, não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ).

A luz azul estimula a abertura estomática, devido ao seu envolvimento em dois aspectos centrais: os mecanismos osmorreguladores responsáveis pelos movimentos estomáticos e ativação da proteína H<sup>+</sup>-ATPase, responsável pela absorção de íons nas células-guardas (MARTEN et al., 2010; INOUE; KINOSHITA, 2017). A luz azul estimula a absorção de íons e o acúmulo de solutos orgânicos no

protoplasto das células-guardas ocasionando redução no potencial osmótico celular. Dessa forma, ocorre entrada de água na célula, intumescendo o protoplasto das células-guarda, levando a deformação das paredes celulares e aumento da fenda estomática (TAIZ et al., 2017). A resposta estomática em plantas desempenha papel regulador das trocas gasosas nas folhas e, a eficiência dessa regulação pode impactar a produtividade de culturas agrícolas (OLIVEIRA, 2017).

As clorofilas absorvem luz no espectro do azul e no vermelho (aproximadamente 430 nm), estimulando a fotossíntese. Contudo, a absorção de luz azul excita as clorofilas elevando o estado energético mais do que a vermelha, devido a energia dos fótons ser maior quando os comprimentos de onda são mais curtos (TAIZ et al., 2017). A absorção de luzes vermelha e azul pelas plantas é de aproximadamente 90%, isso indica que os processos fotossintéticos, em geral, são bastante modificados por esses espectros de luz (OLLE; VIRSILE, 2013).

Observou-se incremento de A, Gs, E e CE em plantas de arroz e arroz-vermelho quando expostas a luz azul, comparadas a branca e vermelha (OLIVEIRA, 2017). Em alface e pepino cultivados em luz azul observou-se aumento de E, quando comparado a outros espectros de luz (HOGEWONING et al., 2010; MUNEEER et al., 2014), estando diretamente envolvida nos processos de abertura de estômatos e fotossíntese das folhas (TAIZ et al., 2017).

De modo similar às variáveis fotossintéticas, observou-se interação entre os fatores espécies de plantas e espectro de luz para o teor de clorofila (CLO) e as variáveis morfológicas EST, AF e MS (Tabela 50). O picão-preto apresentou maiores valores de CLO, seguido pela soja e caruru, independente do espectro de luz. Para EST, AF e MS a cultura da soja apresentou maior incremento, seguida do picão-preto e caruru, independente do espectro de luz.

O caruru apresentou crescimento inicial lento, comparado à soja e ao picão-preto no período de condução do experimento, o que pode ter ocorrido devido às temperaturas estarem abaixo das ideais para o crescimento e desenvolvimento inicial da espécie (acima de 30°C) e dessa forma, o resultado pode ter sido influenciado pela época de condução e coleta do material vegetal (30 DAE).

Plantas que se desenvolvem em ambiente sombreado, como as plantas C<sub>3</sub> picão-preto e soja, geralmente têm mais clorofila total por centro de reação, a razão entre clorofila *b* e *a* é mais alta e geralmente possuem folhas mais finas que plantas que se desenvolvem em pleno sol, como as C<sub>4</sub> (TAIZ et al., 2017). Plantas de sol



têm mais rubisco e um *pool* de componentes do ciclo das xantofilas (carotenoides) maior que plantas de sombra, com folhas mais espessas (TAIZ et al., 2017).

Tabela 50 - Teor de clorofila (CLO), estatura (EST), área foliar (AF) e massa seca (MS) de plantas de caruru, picão-preto e soja, avaliados sob diferente qualidade de luz. FAEM/UFPeI, Capão do Leão/RS, 2017.

Espécies	Luz		
	Azul	Vermelha	Branca
CLO (SPAD)			
Caruru	29,22 B <sup>1</sup> a <sup>2</sup>	28,38 Bab	26,88 Cb
Picão-preto	42,00 Ab	43,20 Aab	43,72 Aa
Soja	27,88 Bb	28,20 Bb	30,70 Ba
C.V. (%)	2,60		
EST (cm)			
Caruru	18,79 Ca	19,09 Ca	18,21 Ba
Picão-preto	28,15 Ba	23,56 Bb	19,38 Bc
Soja	35,98 Ab	39,89 Aa	25,72 Ac
C.V. (%)	6,03		
AF (cm <sup>2</sup> planta <sup>-1</sup> )			
Caruru	21,84 Ca	18,00 Cb	18,76 Cb
Picão-preto	41,91 Ba	33,33 Bb	29,97 Bb
Soja	59,20 Aa	55,41 Aa	46,76 Ab
C.V. (%)	7,94		
MS (mg planta <sup>-1</sup> )			
Caruru	183,13 Ba	164,50 Bb	177,94 Bab
Picão-preto	156,67 Ca	125,83 Cb	157,08 Ba
Soja	258,75 Aa	240,63 Aab	215,31 Ab
C.V. (%)	9,50		

<sup>1</sup> Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, comparando cada espécie para cada qualidade de luz, não diferem significativamente pelo teste Duncan ( $p \leq 0,05$ ). <sup>2</sup> Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, comparando cada qualidade luz para cada espécie, não diferem significativamente pelo teste de Duncan ( $p \leq 0,05$ ).

Observou-se incremento de 8% para caruru e, redução de 4 e 9% para soja e picão-preto, respectivamente, no teor de CLO quando submetidos à luz azul, comparada a branca, não diferindo da vermelha (Tabela 50). Para EST verificou-se os maiores valores para picão-preto e soja sob luz azul e vermelha, respectivamente, comparada a branca. Resultado similar foi observado para EST e AF de mudas de café (*Coffea arabica* L.) (HENRIQUE et al., 2011).

Para caruru, picão-preto e soja observou-se redução de 15, 30 e 20% na AF, respectivamente sob luz branca e, decréscimo de 18, 20 e 6% sob vermelha, em

sequência, comparadas a azul (Tabela 50). Valores cerca de 10 e 20% superiores de MS foram verificados sob luz azul para caruru e picão-preto, respectivamente, comparadas a vermelha, não diferindo da branca e, para soja houve incremento de 17% na MS sob luz azul, comparada a branca, ambas não diferindo da vermelha.

Luz vermelha e azul são importantes nos processos de expansão foliar e, no acúmulo de biomassa (LI et al., 2010; JOHKAN et al., 2010). Verificou-se aumento da EST, AF e MSPA de arroz quando cultivado sob luz vermelha ou azul e de arroz-vermelho submetido à luz azul (OLIVEIRA, 2017). Luzes azuis e vermelhas incrementaram a AF em plantas de arroz e arroz-vermelho, comparadas à luz branca (VENSKE et al., 2013).

Diante da menor presença de luz, a radiação luminosa incidente sobre o dossel se altera em quantidade e qualidade, com redução da relação  $V/V_e$  (CÂNDIDO et al., 2005). A qualidade de luz modifica tanto as respostas fisiológicas primárias das plantas durante a fotossíntese quanto seu crescimento e desenvolvimento (KIM et al., 2013; RAJU et al., 2013). Quando expostas a espectro de luz diferente as plantas tendem a se aclimatar a esse ambiente de várias formas, mudando o tamanho de folhas, espessura foliar, teor de pigmentos, número de estômatos e posicionamento foliar (BERGSTRAND et al., 2016). Segundo esse autor, a baixa intensidade de luz pode causar aumento na AF, uma vez que essa adaptação maximiza a captura de luz disponível e supre a demanda da fotossíntese.

Neste estudo, em geral, observou-se maiores valores dos parâmetros fotossintéticos para picão-preto e soja, comparados ao caruru, incrementando as variáveis morfológicas destas plantas, independente do espectro de luz utilizado. Em adição, a luz azul influenciou positivamente as variáveis analisadas das três espécies estudadas, seguida pela luz vermelha, comparadas a branca.

A luz é um importante fator para a germinação de sementes de muitas espécies e, dependendo da qualidade de luz advinda da cobertura do solo, a germinação pode ser reduzida (YAMASHITA; GUIMARÃES; CAVENAGHI, 2011). A maioria dos solos atenua a luz, impedindo sua penetração em profundidades e, além da luz penetrar apenas nos primeiros milímetros da superfície, a cobertura vegetal altera a qualidade da luz, agindo como filtro (BALLARÉ; CASAL, 2000). Em adição, o sombreamento por vegetação também produz uma relação  $V/VD$  baixa, podendo reduzir ou inibir a germinação de várias espécies (BALLARÉ; CASAL, 2000).

Sementes de plantas daninhas podem detectar a presença de concorrentes pela ausência de luz no comprimento de onda adequado, em virtude da cobertura vegetal espessa e sombreamento de plantas vizinhas, reduzindo a probabilidade de competição entre plantas (YAMASHITA; GUIMARÃES; CAVENAGHI, 2011). A maior habilidade competitiva de uma espécie em ambiente com menos luz possivelmente relaciona-se a maior adaptação ao sombreamento (SHIVRAIN et al., 2010). Assim, conhecer o efeito da luz sobre a dinâmica de competição entre plantas é essencial para minimizar os problemas decorrentes da interferência com a planta daninha.

Vale ressaltar que, em dias nublados, a radiação fotossinteticamente ativa é reduzida nas folhas do topo do dossel e, folhas medianas e/ou baixas recebem quantidades ínfimas de radiação, podendo causar estiolamento das plantas e competição pelo recurso luminoso, reduzindo o processo de fotossíntese para produção de biomassa e sua capacidade produtiva. Dias nublados afetam o desenvolvimento de todas as culturas, no entanto, espécies  $C_4$  são mais afetadas devido a necessidade de maior quantidade de luz no processo de fotossíntese.

As respostas das plantas ao  $CO_2$  e luz são bastante complexas, tendo influência direta em todos os processos morfofisiológicos. Em uma comunidade de plantas deve-se observar as relações que existem entre indivíduos conjuntamente, sendo estas diretamente mediadas pela concentração de  $CO_2$ , quantidade e qualidade de luz. Existem vários estudos que tratam destes fatores ambientais isolados em plantas, contudo há necessidade de trabalhos que elucidem estes efeitos combinados a campo e nas interações entre culturas e plantas daninhas.

#### **6.4 Conclusões**

O caruru, com via fotossintética  $C_4$ , apresenta ponto de saturação ao  $CO_2$ , ponto de saturação e compensação à luz e, eficiência de carboxilação superiores ao picão-preto e soja, que possuem via  $C_3$ . Já o ponto de compensação ao  $CO_2$  e a eficiência quântica aparente das espécies  $C_3$  são superiores a planta daninha  $C_4$ .

O picão-preto e a soja, em geral, apresentam maiores valores dos parâmetros fotossintéticos e morfológicos que o caruru, independente do espectro de luz utilizado e, a luz azul influencia positivamente as variáveis das três espécies.

## 7 CONCLUSÕES

A soja, com via fotossintética  $C_3$ , apresenta habilidade competitiva superior ao picão-preto ( $C_3$ ) e inferior ao caruru ( $C_4$ ), sendo que a competição interespecífica é mais prejudicial para as espécies  $C_3$  e, a intraespecífica para a  $C_4$ , influenciando negativamente nos parâmetros fotossintéticos e aumentando o estresse oxidativo.

O caruru demonstra maior habilidade competitiva que a soja quando submetidos à alta temperatura e, competitividade similar a cultura quando em déficit hídrico.

A temperatura elevada causa maiores alterações de variáveis morfofisiológicas e metabólicas em caruru e picão-preto, comparados a soja, enquanto que sob diferente qualidade de luz o caruru tem menores alterações de parâmetros fotossintéticos e morfológicos, comparado a soja e picão-preto. Em competição, a alta temperatura influencia negativamente nos parâmetros fotossintéticos da cultura e aumenta o estresse oxidativo em caruru.

A combinação da temperatura elevada e déficit hídrico reduz as variáveis morfofisiológicas da soja e caruru em competição, sendo que o déficit hídrico e a competição, em geral, influenciam mais negativamente nos parâmetros morfológicos e fotossintéticos da cultura e planta daninha, comparado a temperatura elevada;

O aumento dos níveis de luz e  $CO_2$  estimula os parâmetros fotossintéticos das plantas  $C_4$  e  $C_3$ , respectivamente.

## 8 REFERÊNCIAS

ADELUSI, A.P.; ODUFEKO, G.T.; MAKINDE, A.M. Interference of *Euphorbia heterophylla* L. on the growth and reproductive yield of soybean (*Glycine max* L. Merrill). **Research Journal of Botany**, v.1, p.85-94, 2006.

AFIFI, M.; SWANTON, C. Early physiological mechanisms of weed competition. **Weed Science**, v.60, p.542-551, 2012.

AGOSTINETTO, D.; FONTANA, L.C.; VARGAS, L.; MARKUS, C.; OLIVEIRA, E.de. Habilidade competitiva relativa de milhã em convivência com arroz irrigado e soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.48, p.1315-1322, 2013.

AGOSTINETTO, D.; FONTANA, L.C.; VARGAS, L.; PERBONI, L.T.; POLIDORO, E.; SILVA, B.M. Competition periods of crabgrass with rice and soybean crops. **Planta Daninha**, v.32, p.31-38, 2014.

AGOSTINETTO, D.; OLIVEIRA, C.; LANGARO, A.C.; NOHATTO, M.A.; MANICA-BERTO, R. Change in physiological features in ryegrass biotypes in competition with soybean due resistance to glyphosate. **Planta Daninha**, v.34, p.517-526, 2016.

AGOSTINETTO, D.; RIGOLI, R.P.; GALON, L.; MORAES, P.V.D.de.; FONTANA, L.C. Competitividade relativa da soja em convivência com papuã (*Brachiaria plantaginea*). **Scientia Agraria**, v.10, p.185-190, 2009.

AGOSTINETTO, D.; RIGOLI, R.P.; SCHAEGLER, C.E.; TIRONI, S.P.; SANTOS, L.S. Período crítico de competição de plantas daninhas com a cultura do trigo. **Planta Daninha**, v.26, p.271-278, 2008.

AGOSTINETTO, D.; TAROUCO, C.P.; LANGARO, A.C.; GOMES, J.; VARGAS, L. Competition between wheat and ryegrass under different levels of nitrogen fertilization. **Planta Daninha**, v.35, e017165037, 2017a.

AGOSTINETTO, D.; TAROUCO, C.P.; NOHATTO, M.A.; OLIVEIRA, C.; FRAGA, D.S. Metabolic activity of wheat and ryegrass plants in competition. **Planta Daninha**, v.35, e017155463, 2017b.

AGOSTINETTO, D.; ULGUIM, A.R.; VARGAS, L.; SILVA, J.D.G.; LANGARO, A.C. Morphophysiological characterization of wild poinsettia biotypes with low resistance to glyphosate. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.52, p.987-996, 2017c.

AINSWORTH, E.A.; ORT, D.R. How do we improve crop production in a warming world? **Plant Physiology**, v.154, p.526-530, 2010.

AKRAM, H.M.; ALI, A.; SATTAR, A.; REHMAN, H.S.U.; BIBI, A. Impact of water deficit stress on various physiological and agronomic traits of three basmati rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **The Journal of Animal and Plant Sciences**, v.23, p.1415-1423, 2013.

ALBERT, K.R.; RO-POULSEN, H.; MIKKELSEN, T.N.; MICHELSEN, A.; VAN DER LINDEN, L.; BEIER, C. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub>, warming, and drought on photosynthesis of *Deschampsia flexuosa* in a temperate heath ecosystem. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.4253-4266, 2011.

ALBERTO, A.M.; ZISKA, L.H.; CERVANCIA, C.R.; MANALO, P.A. The influence of increasing carbon dioxide and temperature on competitive interactions between a C<sub>3</sub> crop, rice (*Oryza sativa*) and a C<sub>4</sub> weed (*Echinochloa glabrescens*). **Australian Journal of Plant Physiology**, v.23, p.795-802, 1996.

ALFONSO, S.U.; BRUGGEMANN, W. Photosynthetic responses of a C<sub>3</sub> and three C<sub>4</sub> species of the genus *Panicum* (s.l.) with different metabolic subtypes to drought stress. **Photosynthesis Research**, v.112, p.175-191, 2012.

ALMEIDA, L.A.; MUNDSTOCK, C.M. A qualidade da luz afeta o perfilhamento em plantas de trigo, quando cultivadas sob competição. **Ciência Rural**, v.31, p.401-408, 2001.

ALSCHER, R.G.; ERTURK, N.; HEATH, L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.1331-1341, 2002.

AMARAL, C.L.; PAVAN, G.B.; SOUZA, M.C.; MARTINS, J.V.F.; ALVES, P.L.C.A. Relações de interferência entre plantas daninhas e a cultura do grão-de-bico. **Bioscience Journal**, v.31, p.37-46, 2015.

ASHRAF, M.; AKRAM, N.A.; ALQURAINY, F.; FOOLAD, M.R. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. **Advances in Agronomy**, v.111, p.249-296, 2011.

AWASTHI, R.; KAUSHAL, N.; VADEZ, V.; TURNER, N.C.; BERGER, J.; SIDDIQUE, K.H.; NAYYAR, H. Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea. **Functional Plant Biology**, v.41, p.1148-1167, 2014.

BAJWA, A.A.; WALSH, M.; CHAUHAN, B.S. Weed management using crop competition in Australia. **Crop Protection**, v.95, p.8-13, 2017.

BALLA, K.; BENCZE, S.; JANDA, T.; VEISZ, O. Analysis of heat tolerance in winter wheat. **Acta Agronomica Hungarica**, v.57, p.437-444, 2009.

BALLARÉ, C.L.; CASAL, J.J. Light signals perceived by crop and weed plants. **Field Crops Research**, v.67, p.149-160, 2000.

BARBOSA, M.R.; SILVA, M.M.A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARAI, T.R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v.44, p.453-460, 2014.

BARNABÁS, B.; JÄGER, K.; FEHÉR, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. **Plant, Cell and Environment**, v.31, p.11-38, 2008.

BARROS, R.E.; FARIA, R.M.; TUFFI SANTOS, L.D.; AZEVEDO, A.M.; GOVERNICI, J.L. Physiological response of maize and weeds in coexistence. **Planta Daninha**, v.35, e017158134, 2017.

BARTELS, D.; SUNKARS, R. Drought and salt tolerance in plants. **Critical Reviews in Plant Science**, v.24, p.23-58, 2005.

BARTOLI, C.G.; GOMEZ, F.; MARTINEZ, D.E.; GUIAMET J.J. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.1663-1669, 2004.

BASTIANI, M.O.; LAMEGO, F.P.; AGOSTINETTO, D.; LANGARO, A.C.; SILVA, D.C. Competitividade relativa de cultivares de soja com capim-arroz. **Bragantia**, v.75, p.435-445, 2016.

BATES, L.S.; WALDREN, R.P.; TEARE, I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, v.39, p.205-207, 1973.

BERGSTRAND, K.J.; ASP, H.; SCHÜSSLER, H.K. Development and acclimatization of horticultural plants subjected to narrow-band lighting. **European Journal of Horticultural Science**, v.72, p.45-51, 2014.

BERTOLLI, Suzana Chiari. **Caracterização sistêmica de alterações em redes fisiológicas de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> submetidas à deficiência hídrica**. 2012. 86 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro.

BHATTACHARJEE, S. Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, 2010. p.1-30.

BIANCHI, M.A.; FLECK, N.G.; AGOSTINETTO, D.; RIZZARDI, M.A. Interferência de *Raphanus sativus* na produtividade de cultivares de soja. **Planta Daninha**, v.29, p.783-792, 2011.

BIANCHI, M.A.; FLECK, N.G.; DILLENBURG, L.R. Partição da competição por recursos do solo e radiação solar entre cultivares de soja e genótipos concorrentes. **Planta Daninha**, v.24, p.629-639, 2006a.

BIANCHI, M.A.; FLECK, N.G.; FEDERIZZI, L.C. Características de plantas de soja que conferem habilidade competitiva com plantas daninhas. **Bragantia**, v.65, p.623-632, 2006b.

BIANCHI, M.A.; FLECK, N.G.; LAMEGO, F.P. Proporção entre plantas de soja e plantas competidoras e as relações de interferência mútua. **Ciência Rural**, v.36, p.1380-1387, 2006c.

BISHOP, K.A.; BETZELBERGER, A.M.; LONG, S.P.; AINSWORTH, E.A. Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr.) to future [CO<sub>2</sub>]? An analysis of the yield response of 18 genotypes in free-air CO<sub>2</sub> enrichment. **Plant, Cell and Environment**, v.38, p.1765-1774, 2015.

BITA, C.E.; GERATS, T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. **Frontiers Plant Science**, v.4, p.1-18, 2013.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxidative deprivation stress: a review. **Annals of Botany**, v.91, p.179-194, 2003.

BLUM, A.; KLUEVA, N.; NGUYEN, H.T. Wheat cellular thermotolerance is related to yield under heat stress. **Euphytica**, v.117, p.117-123, 2001.

BOCCALANDRO, H.E.; RUGNONE, M.L.; MORENO, J.E.; PLOSCHUK, E.L.; SERNA, L.; YANOVSKY, M.J.; CASAL, J.J. Phytochrome B enhances photosynthesis at the expenses of water-use efficiency in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v.150, p.1083-1092, 2009.

BODNER, G.; NAKHFOROOSH, K.H.P. Management of crop water under drought: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v.35, p.401-442, 2015.

BOGGS, J.Z.; LOEWY, K.; BIBEE, K.; HESCHEL, M.S. Phytochromes influence stomatal conductance plasticity in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.60, p.77-81, 2010.

BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v.7, p.248-254, 1976.

BRODRIBB, T.J.; HOLBROOK, N.M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. **Plant Physiology**, v.132, p.2166-2173, 2003.

CAMEJO, D.; JIMÉNEZ, A.; ALARCÓN, J.J.; TORRES, W.; GÓMEZ, J.M.; SEVILLA, F. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant activities following heat-shock treatment in tomato plants. **Functional Plant Biology**, v.33, p.177-187, 2006.



CAMEJO, D.; RODRÍGUEZ, P.; MORALES, M.A.; DELLÁMICO, J.M.; TORRECILLAS, A.; ALARCÓN, J.J. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. **Journal Plant Physiology**, v.162, p.281-289, 2005.

CÂNDIDO, M.J.D.; GOMIDE, C.A.M.; ALEXANDRINO, E.; GOMIDE, J.A.; PEREIRA, W.E. Morfofisiologia do dossel de *Panicum maximum* cv. Mombaça sob lotação intermitente com três períodos de descanso. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.34, p.406-415, 2005.

CAO, Y.Y.; ZHAO, H. Protective roles of brassinolide on rice seedlings under high temperature stress. **Rice Science**, v.15, p.63-68, 2008.

CARATTI, F.C.; LAMEGO, F.P.; SILVA, J.D.G.; GARCIA, J.R.; AGOSTINETTO, D. Partição da competição por recursos entre soja e milho como planta competidora. **Planta Daninha**, v.34, p.657-666, 2016.

CARMO-SILVA, A.E.; POWER, S.J.; KEYS, A.J.; ARRABAÇA, M.C.; PARRY, M.A.J. Photorespiration in C<sub>4</sub> grasses remains slow under drought condition. **Plant Cell and Environment**, v.1, p.925-940, 2008.

CARVALHO, L.B.; BIANCO, S.; GUZZO, C.D. Interferência de *Euphorbia heterophylla* no crescimento e acúmulo de macronutrientes da soja. **Planta Daninha**, v.28, p.33-39, 2010.

CARVALHO, S.J.P.de; LÓPEZ-OVEJERO, R.F.; CHRISTOFFOLETI, P.J. Crescimento e desenvolvimento de cinco espécies de plantas daninhas do gênero *Amaranthus*. **Bragantia**, v.67, p.317-326, 2008.

CASAGRANDE, E.C.; FARIAS, J.R.B.; NEUMAIER, N.; OYA, T.; PEDROSO, J.; MARTINS, P.K.; BRETON, M.C.; NEPOMUCENO, A.L. Expressão gênica diferencial durante déficit hídrico em soja. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.13, p.168-184, 2001.

CASSON, S.A.; FRANKLIN, K.A.; GRAY, J.E.; GRIERSON, C.S.; WHITELAM, G.C.; HETHERINGTON, A.M. Phytochrome B and PIF4 regulate stomatal development in response to light quantity. **Current Biology**, v.19, p.229-234, 2009.

CATTIVELLI, L.; RIZZA, F.; BADECK, F.W.; MAZZUCOTELLI, E.; MASTRANGELO, A.M.; FRANCIÀ, E.; MARÈA, C.; TONDELLIA, A.; STANCA, M. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. **Field Crops Research**, v.105, p.1-14, 2008.

CATUNDA, M.G.; FREITAS, S.P.; OLIVEIRA, J.G.; SILVA, C.M.M. Efeitos de herbicidas na atividade fotossintética e no crescimento de abacaxi (*Ananas comosus*). **Planta Daninha**, v.23, p.115-121, 2005.

- CAVALCANTI, F.R.; OLIVEIRA, J.T.A.; MARTINS-MIRANDA, A.S.; VIEGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities do not confer protection against oxidative damage in salt-stressed cowpea leaves. **New Phytologist**, v.163, p.563-571, 2004.
- CHAUDIÈRE, J.; FERRARI-ILIOU, R. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms. **Food and Chemical Toxicology**, v.37, p.949-962, 1999.
- CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v.103, p.551-560, 2009.
- CHEN, C.T.; CHEN, L.M.; LIN, C.C.; KAO, C.H. Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper. **Plant Science**, v.160, p.283-290, 2001.
- CHEN, I.C.; HUANG, I.C.; LIU, M.J.; WANG, Z.G.; CHUNG, S.S.; HSIEH, H.L. Glutathione S-transferase interacting with far-red insensitive 219 is involved in phytochrome A-mediated signaling in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v.143, p.1189-1202, 2007.
- CHEN, J.; JIANG, H.; HSIEH, E.; CHEN, H.; CHIEN, C.; HSIEH, H.; LIN, T. Drought and salt stress tolerance of an *Arabidopsis* glutathione S-Transferase U17 knockout mutante are tributed to the combined effect of glutathione and abscisic acid. **Plant Physiology**, v.158, p.340-351, 2012.
- CHEN, M.; BLANKENSHIP, R.E. Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. **Trends in Plant Science**, v.16, p.427-431, 2011.
- CONAB (Companhia Nacional de Abastecimento). **Levantamentos de safra: Levantamento grãos safra 2017/18**. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 12 fev. 2018.
- CONCENÇO, G.; SANT'ANNA, S.J.; SCHWANKE, A.M.L.; GALON, L.; FERREIRA, E.A.; ASPIAZÚ, I.; SILVA, A.F.; FERREIRA, F.A. Uso da água por plantas híbridas ou convencionais de arroz irrigado. **Planta Daninha**, v.27, p.447-453, 2009.
- CONFALONE, A.E.; COSTA, L.C.; PEREIRA, C.R. Crescimento e captura de luz em soja sob estresse hídrico. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.6, p.165-169, 1998.
- COSTA, L.O.da; RIZZARDI, M.A. Competitive ability of wheat in association with biotypes of *Raphanus raphanistrum* L. resistant and susceptible to ALS-inhibitor herbicides. **Ciência e Agrotecnologia**, v.39, p.121-130, 2015.
- COUSENS, R. Aspects of the design and interpretation of competition (interference) experiments. **Weed Technology**, v.5, p.664-673, 1991.
- COUSENS, R.; O'NEILL, M. Density dependence of replacement series experiments. **Oikos**, v.66, p.347-352, 1993.

CRAUFURD, P.Q.; FLOWER, D.J.; PEACOCK, J.M. Effect of heat and drought stress on sorghum (*Sorghum bicolor*). I. Panicle development and leaf appearance **Journal of Experimental Agriculture**, v.29, p.61-76, 2008.

CVIKROVÁ, M.; GEMPERLOVÁ, L.; MARTINCOVÁ, O.; VANKOVÁ, R. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.73, p.7-15, 2013.

DAMANIK, R.I.; ISMAIL, M.R.; SHAMSUDDIN, Z.; OTHMAN, S.; ZAIN, A.M.; MAZIAH, M. Response of antioxidant systems in oxygen deprived suspension cultures of rice (*Oryza sativa* L.). **Plant Growth Regulation**, v.67, p.83-92, 2012.

DASH, S.; MOHANTY, N. Response of seedlings to heat-stress in cultivars of wheat: growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity and foliar antioxidant defense capacity. **Journal of Plant Physiology**, v.159, p.49-59, 2002.

DATTA, A.; ULLAH, H.; TURSUN, N.; PORNPROM, T.; KNEZEVIC, S.Z.; CHAUHAN, B.S. Managing weeds using crop competition in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). **Crop Protection**, v.95, p.60-68, 2017.

DAVISON, A.J.; KETTLE, A.J.; FATUR, D.J. Mechanism of the inhibition of catalase by ascorbate. Roles of active oxygen species, copper and semidehydroascorbate. **Journal Biological Chemistry**, v.261, p.1193-1200, 1986.

DAVISON, P.A.; HUNTER, C.N.; HORTON, P. Overexpression of  $\beta$ -carotene hydroxylase enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. **Nature**, v.418, p.203-206, 2002.

DAYAN, F.E.; WEETE, J.D.; DUKE, S.O.; HANCOCK, H.G. Soybean (*Glycine max*) cultivar differences in response to sulfentrazone. **Weed Science**, v.45, p.634-641, 1997.

DE BOECK, H.J.; BASSIN, S.; VERLINDEN, M.; ZEITER, M.; HILTBRUNNER, E. Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought. **New Phytologist Journal**, v.209, p.531-541, 2015.

DEL LONGO, O.T.; GONZÁLEZ, C.A.; PATORI, G.M.; TRIPPI, V.S. Antioxidant defenses under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. **Plant and Cell Physiology**, v.34, p.1023-1028, 1993.

DESCLAUX, D.; HUYNH, T.; ROUMET, P. Identification of soybean plant characteristics that indicate the timing of drought stress. **Crop Science**, v.40, p.716-722, 2000.

DIAS, A.C.R.; CARVALHO, S.J.P.; MARCOLINI, L.W.; MELO, M.S.C.; CHRISTOFFOLETI, P.J. Competitiveness of alexandergrass or bengal dayflower with soybean. **Planta Daninha**, v.28, p.515-522, 2010.

DIAS-FILHO, M.B. Photosynthetic light response of the C<sub>4</sub> grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. **Scientia Agricola**, v.59, p.65-68, 2002.

DIPIERRO, N.; MONDELLI, D.; PACIOLLA, C.; BRUNETTI, G.; DIPIERRO, S. Changes in the ascorbate system in the response of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) roots to aluminum stress. **Journal of Plant Physiology**, v.162, p.536-539, 2005.

DOUBNEROVA, V.; RYSLAVA, H. What can enzymes of C<sub>4</sub> photosynthesis do for C<sub>3</sub> plants under stress? **Plant Science**, v.180, p.875-883, 2011.

DUBEY, R.S. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, 2011. Chap.9, p.178-203.

EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Tecnologias de produção de soja - região central do Brasil 2009 e 2010. Sistemas de Produção, Londrina: Embrapa Soja, Cerrados e Agropecuária Oeste, 2008. 262p.

EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2009. 412p.

EYIDOĞAN, F.; OZ, M.T. Effect of salinity on antioxidante responses of chickpea seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.29, p.485-493, 2007.

FAHEED, F. Comparative effects of four herbicides on physiological aspects in *Triticum sativum* L. **African Journal of Ecology**, v.50, p.29-42, 2012.

FAHRAMAND, M.; MAHMOODY, M.; KEYKHA, A.; NOORI, M.; RIGI, K. Influence of abiotic stress on proline, photosynthetic enzymes and growth. **International Research Journal of Applied and Basic Science**, v.8, p.257-265, 2014.

FAO (Food and Agriculture Organization). **International year of soybeans: 2004**. Disponível em: <<http://www.fao.org/soybeans2004/en/speeches.htm>>. Acesso: 26 fev. 2018.

FAR, F.G.; MAHMOODI, S.; ZAMANI, G.R.; ZAHAN, M.H.S. Effect of drought stress on water use efficiency and root dry weight of wheat (*Triticum aestivum* L.) and rye (*Secale cereale* L.) in competition conditions. **Iranian Journal of Field Crops Research**, v.15, p.438-450, 2017.

FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N. **Ecofisiologia da soja**. Circular técnica 48 - EMBRAPA. Londrina/Paraná, 2007.

FERREIRA, E.A.; ASPIAZU, I.; GALON, L.; CONCENÇO, G.; SILVA, A.F.; REIS, L.A.C. Características fisiológicas da soja em relação a espécies de plantas daninhas. **Revista Trópica**, v.5, p.39-47, 2011.

FERREIRA, E.A.; MATOS, C.C.; BARBOSA, E.A.; DINIZ MELO, C.A.; SILVA, D.V.; SANTOS, J.B. Aspectos fisiológicos de soja transgênica submetida à competição com plantas daninhas. **Revista Ciências Agrárias**, v.58, p.115-121, 2015.

FIRMANO, R.S.; KUWAHARAI, F.A.; SOUZA, G.M. Relação entre adubação fosfatada e deficiência hídrica em soja. **Ciência Rural**, v.39, p.1967-1973, 2009.

FLECK, N.G.; BALBINOT JUNIOR, A.A.; AGOSTINETTO, D.; RIZZARDI, M.A. Velocidade de estabelecimento em cultivares de arroz irrigado como característica para aumentar a habilidade competitiva com plantas concorrentes. **Ciência Rural**, v.33, p.635-640, 2003.

FLECK, N.G.; LAMEGO, F.P.; SCHAEGLER, C.E.; FERREIRA, F.B. Resposta de cultivares de soja à competição com cultivar simuladora da infestação de plantas concorrentes. **Scientia Agraria**, v.8, p.213-218, 2007.

FLECK, N.G.; RIZZARDI, M.A.; AGOSTINETTO, D.; BALBINOT JUNIOR, A.A. Interferência de picão-preto e guanxuma com a soja: efeitos da densidade de plantas e época relativa de emergência. **Ciência Rural**, v.34, p.41-48, 2004.

FLINT, E.P.; PATTERSON, D.T. Interference and temperature effects on growth in soybean (*Glycine max*) and associated C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> weeds. **Weed Science**, v.31, p.193-199, 1983.

FORCE, L.; CRITCHLEY, C.; VAN RENSEN, J.J.S. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. **Photosynthesis Research**, v.78, p.17-33, 2003.

FORTE, C.T.; BASSO, F.J.M.; GALON, L.; AGAZZI, L.R.; NONEMACHER, F.; CONCENÇÃO, G. Habilidade competitiva de cultivares de soja transgênica convivendo com plantas daninhas. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.12, p.185-193, 2017.

FOYER, C.H.; LOPEZ-DELGADO, H.; DAT, J.F.; SCOTT, I.M. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling. **Plant Physiology**, v.100, p.241-254, 1997.

FOYER, C.H.; NOCTOR, G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation and practical implications. **Signal Antioxidants and Redox Signaling**, v.11, p.861-905, 2009.

FRAGA, D.S.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L.; NOHATTO, M.A.; THÜRMER, L.; HOLZ, M.T. Adaptive value of ryegrass biotypes with low-level resistance and susceptible to the herbicide fluazifop and competitive ability with the wheat culture. **Planta Daninha**, v.31, p.875-885, 2013.

FRANCO, J.J.; AGOSTINETTO, D.; LANGARO, A.C.; PERBONI, L.T.; VARGAS, L. Relative competitiveness of goosegrass biotypes and soybean crops. **Revista Caatinga**, v.30, p.271-277, 2017.

FRANCO, Jader Job. **Características bioquímicas-fisiológicas e habilidade competitiva de biótipos de capim pé-de-galinha (*Eleusine indica* L. Gaertn.) suscetível e com resistência de nível baixo à glyphosate**. 2014. 70 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

FROUD-WILLIAMS, R.J. Weeds and climate change: Implications for their ecology and control. **Aspects of Applied Biology**, v.45, p.187-196, 1996.

FUKAYAMA, H.; FUKUDA, T.; MASUMOTO, C.; TANIGUCHI, Y.; SAKAI, H.; CHENG, W.; HASEGAWA, T.; MIYAO, M. Rice plant response to long term CO<sub>2</sub> enrichment: Gene expression profiling. **Plant Science**, v.177, p.203-210, 2009.

FUKUDA, N. Advanced light control technologies in protected horticulture: A review of morphological and physiological response in plants to light quality and its applications. **Agronomy for Sustainable Development**, v.40, p.32-40, 2013.

FUMIS, T. F.; PEDRAS, J.F. Variação nos níveis de prolina, diamina e poliaminas em cultivares de trigo submetido a déficits hídricos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.37, p.449-453, 2002.

GACHON, C.; MINGAN, A.; CHARRIER, B. Real time PCR: what relevance to plant studies? **Journal of Experimental Botany**, v.55, p1445-1454, 2004.

GALLÉ, A.; CSISZÁ, R.J.; SECENJI, M.; GUÓTH, A.; CSEUZ, L.; TARI, I.; GYÖRGYÉY, J.; ERDEI, L. Glutathione transferase activity and expression patterns during grain filling in flag leaves of wheat genotypes differing in drought tolerance: response to water deficit. **Plant Physiology**, v.166, p.1878-1891, 2009.

GALON, L.; AGAZZI, L.R.; NONEMACHER, F.; BASSO, F.J.M.; WINTER, F.L.; FIABANE, R.C.; ZABOT, G.F.; PERIN, G.F. Competitive relative ability of barley cultivars in interaction with turnip. **Planta daninha**, v.35, e017164016, 2017a.

GALON, L.; AGOSTINETTO, D.; MORAES, P.V.D.; TIRONI, S.P.; DALMAGRO, T. Estimativa das perdas de produtividade de grãos em cultivares de arroz (*Oryza sativa*) pela interferência do capim-arroz (*Echinochloa* spp.). **Planta Daninha**, v.25, p.697-707, 2007.

GALON, L.; CONCENÇO, G.; TIRONI, S.P.; ROCHA, P.R.R.; SILVA, A.F.; ASPIAZÚ, I.; FERREIRA, E.A.; SILVA, A.A.; BORGES, E.T. Influence of *Brachiaria brizantha* in physiological characteristics related to photosynthesis and efficient use of water in sugarcane. **Planta Daninha**, v.29, p.1037-1043, 2011.

GALON, L.; FERREIRA, E.A.; CONCENÇO, G.; SILVA, A.A.; SILVA, D.V.; SILVA, A.F.; ASPIAZÚ, I.; VARGAS, L. Características fisiológicas de biótipos de *Conyza bonariensis* resistentes ao glyphosate cultivados sob competição. **Planta Daninha**, v.31, p.859-866, 2013.

GALON, L.; TIRONI, S.P.; ROCHA, P.R.R.; CONCENÇO, G.; SILVA, A.F.; VARGAS, L.; SILVA, A.A.; FERREIRA, E.A.; MINELLA, E.; SOARES, E.R.; FERREIRA, F.A. Habilidade competitiva de cultivares de cevada convivendo com azevém. **Planta Daninha**, v.29, p.771-781, 2011.

GALON, L.; TREVISOL, R.; FORTE, C.T.; TIRONI, S.P.; JÚNIOR, F.W.R.; RADUNZ, A.L. Competitive ability of bean cultivars with beggarticks. **Revista Caatinga**, v.30, p.855-865, 2017b.

GARCIA, J.R.; OLIVEIRA, C.; LANGARO, A.C.; NETO, R.A.; ROSA, P.D.; AGOSTINETTO, D. Alterações nos parâmetros fotossintéticos em plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> quando submetidas a diferentes concentrações de CO<sub>2</sub>. XXIV Congresso de Iniciação Científica da Universidade Federal de Pelotas. **Anais...** 2015.

GAZZIERO, L.P.D.; VARGAS, L.; ROMAN, E.S. Manejo e controle de plantas daninhas em soja. In: VARGAS, L.; ROMAN, E.S. **Manual e Controle de Plantas daninhas**. EMBRAPA, p.595-635, 2004.

GECHEV, T.S.; BREUSEGEM, F.V.; STONE, J.M.; DENEV, L.; LALOI, C. Reactive oxygen species as signal that modulate plant stress responses and programmed cell death. **Bio Essays**, v.28, p.1091-1101, 2006.

GEORGIEVA, K. Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, v.25, p.89-99, 1999.

GIANNOPOLITIS, C.N.; RIES, S.K. Superoxide dismutase. **Plant Physiology**, v.59, p.309-314, 1977.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, p.909-930, 2010.

GILMARTIN, P.M.; SUORSAB, M.; SEMCHONOKC, D.A.; TIKKANENB, M.; BOEKEMAC, E.J.; AROB, E.M.; JANSSON, S. Molecular light switches for plant genes. **Plant Cell**, v.2, p.369-378, 1990.

GORANTLA, M.; BABU, P.R.; LACHAGARI, V.B.R.; REDDY, A.; WUSIRIKA, R.; BENNETZEN, J.L.; REDDY, A.R. Identification of stress-responsive genes in indica rice (*Oryza sativa* L.) using ESTs generate from drought-stressed seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.253-265, 2007.

GOVINDJEE, E. Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll a fluorescence. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.22, p.131-160, 1995.

GRIFFIN, B.S.; SHILLING, D.G.; BENNETT, J.M.; CURREY, W.L. The influence of water stress on the physiology and competition of soybean (*Glycine max*) and florida beggarweed (*Desmodium tortuosum*). **Weed Science**, v.37, p.544-551, 1989.

GUIMARÃES-DIAS, F.; NEVES-BORGES, A.C.; VIANA, A.A.B.; MESQUITA, R.O.; ROMANO, E.; GROSSI-DE-SÁ, M.F.; NEPOMUCENO, A.L.; LOUREIRO, M.E.; FERREIRA, M.A. Expression analysis in response to drought stress in soybean: Shedding light on the regulation of metabolic pathway genes. **Genetics and Molecular Biology**, v.35, p.222-232, 2012.

GUO, P.; AL-KHATIB, K. Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmerii*) and common waterhemp (*A. rudis*). **Weed Science**, v.51, p.869-875, 2003.

GUO, Y.P.; ZHOU, H.F.; ZHANG, L.C. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against photooxidation during high temperature stress in two citrus species. **Scientia Horticulturae**, v.108, p.260-267, 2006.

GUREVITCH, J.; SCHEINER, S.M.; FOX, G.A. **Ecologia vegetal**. Porto Alegre: ARTMED, 2009. 574p.

HARE, P.D.; CRESS, W.A.; STADEN, J.V. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. **Plant Cell Environment**, v.21, p.535-553, 1998.

HARPER, J.L. The population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 275p.

HASHIGUCHI, A.; AHSAN, N.; KOMATSU, S. Proteomics application of crops in the context of climatic changes. **Food Research International**, v.43, p.1803-1813, 2010.

HASSAN, I.A. Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. **Brief Communication Photosynthetica**, v.44, p.312-315, 2006.

HAYAT, S.; HAYAT, Q.; ALYEMENI, M.N.; WANI, A.S.; PICHTEL, J.; AHMAD, A. Role of proline under changing environments. **Plant Signaling and Behavior**, v.7, p.1-11, 2012.

HEATH, R.L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v.125, p.189-198, 1968.

HENRIQUE, P.C.; ALVES, J.D.; DEUNER, S.; GOULART, P.F.P.; LIVRAMENTO, D.E. Aspectos fisiológicos do desenvolvimento de mudas de café cultivadas sob telas de diferentes colorações. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.46, p.458-465, 2011.

HISCOX, J.D.; ISRAELSTAM, G.F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, v.57, p.1332-1334, 1979.



HOCK, S.M.; KNEZEVIC, S.Z.; MARTIN, A.R.; LINDQUIST, J.L. Soybean row spacing and weed emergence time influence weed competitiveness and competitive indices. **Weed Science**, v.54, p.38-46, 2006a.

HOFFMAN, M.L.; BUHLER, D.D. Utilizing *Sorghum* as a functional model of crop-weed competition. I. Establishing a competitive hierarchy. **Weed Science**, v.50, p.466-472, 2002.

HOGEWONING, S.W.; TROUWBORST, G.; MALJAARS, H.; POORTER, H.; VAN LEPEREN, W.; HARBINSON, J. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. **Journal of Experimental Botany**, v.61, p.3107-3117, 2010.

HORVATH, D.P.; LLEWELLYN, D.; CLAY, S.A. Heterologous hybridization of cotton microarrays with velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) reveals physiological responses due to corn competition. **Weed Science**, v.55, p.546-557, 2007.

HU, R.; FAN, C.; LI, H.; ZHANG, Q.; FU, Y.F. Evaluation of putative reference genes for gene expression normalization in soybean by quantitative real-time RT-PCR. **BMC Molecular Biology**, v.10, p.1-12, 2009.

INOUE, S.; KINOSHITA, T. Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. **Plant Physiology**, v.2, p.1-10, 2017.

INZE, D.; VAN MONTAGU, M. Oxidative stress in plants. **Current Opinion in Biotechnology**, v.6, p.153-158, 1995.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). **Fourth Assessment Report: Climate Change 2007**. Cambridge, Cambridge University Press, 2007. Disponível em: <<http://www.ipcc.ch/pdf/assessmentreport/ar4/wg/ar4-wg1-spm.pdf>>. Acesso em: 26 fev. 2018.

JAGGARD, K.W.; QI, A.; OBER, E.S. Possible changes to arable crop yields by 2050. **Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences**, v.365, p.2835-285, 2010.

JALEEL, C.A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M.; AL-JUBURI, H.J.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R. Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agricultural and Biological**, v.11, p.100-105, 2009.

JALEEL, C.A.; RIADH, K.; GOPI, R.; MANIVANNAN, P.; INES, J.; AL-JUBURI, H.J.; CHAN-XIONG, Z.; HONG-BO, S.; PANNEERSELVAM, R. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plant under abiotic constraints. **Acta Physiology Plant**, v.31, p.427-436, 2009.

JANNINK, J.K.; ORF, J.H.; JORDAN, N.R.; SHAW, R.G. Index selection for weed suppressive ability in soybean. **Crop Science**, v.40, p.1087-1094, 2000.

JI, W.; ZHU, Y.; LI, Y.; YANG, L.; ZHAO, X.; CAI, H.; BAI, X. Over-expression of a glutathione S-transferase gene, *GsGST*, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco. **Biotechnology Letters**, v.32, p.1173-1179, 2010.

JIAO, Y.L.; LAU, O.S.; DENG, X.W. Light-regulated et al. Light-regulated transcriptional networks in higher plants. **Nature Reviews Genetics**, v.8, p.217-230, 2007.

JOHKAN, M.; SHOJI, K.; GOTO, F.; HASHIDA, S.N.; YASHIHARA, T. Blue light emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. **Hortscience**, v.45, p.1809-1814, 2010.

JONES, D.P.; SIES, H. The redox code. **Antioxidants and Redox Signaling**, v.23, p.734-746, 2015.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Impact of combined stress of high temperature and water deficit on growth and seed yield of soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v.24, p.37-50, 2018.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S.; PANDEY, G.P. Impact of elevated temperatures on specific leaf weight, stomatal density, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in soybean. **Photosynthesis Research**, v.131, p.333-350, 2017.

KAISER, E.; MORALES, A.; HARBINSON, J.; KROMDIJK, J.; HEUVELINK, E.; MARCELIS, L.F.M. Dynamic photosynthesis in different environmental conditions. **Journal of Experimental Botany**, v.66, p.2415-2426, 2015.

KARAMANOS, A.J. The involvement of proline and some metabolites in water stress and their importance as drought resistance indicators. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.98-110, 1995.

KARUPPANAPANDIAN, T.; MOON, J.C.; KIM, C.; MANOHARAN, K.; KI, W. Reactive oxygen species in plant: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, v.5, p.709-725, 2011.

KAVAR, T.; MARAS, M.; KIDRIC, M.; SUSTAR-VOZLIC, J.; MEGLIC, V. Identification of genes involved in the response of leaves of *Phaseolus vulgaris* to drought stress. **Molecular Breeding**, v.21, p.159-172, 2007.

KIM, K.; KOOK, H.S.; JANG, Y.J.; LEE, W.H.; KAMALA-KANNAN, S.; CHAE, J.C.; LEE, K.J. The effect of blue-light-emitting diodes on antioxidant properties and resistance to *Botrytis cinerea* in tomato. **Journal of Plant Pathology and Microbiology**, v.4, p.49-60, 2013.

KIRKMAN, H.N.; GALIANO, S.; GAETANI, G.F. The function of catalase-bound NADPH. **Journal Biology Chemical**, v.262, p.660-666, 1987.

KNEZEVIC, S.Z.; HORAK, M.J.; VANDERLIP, R.L. Relative time of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) emergence is critical in pigweed-sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) competition. **Weed Science**, v.45, p.502-508, 1997.

KONO, Y.; FRIDOVICH, I. Superoxide radical inhibits catalase. **Journal Biology Chemical**, v.257, p.5751-5754, 1982.

KORRES, N.E.; NORSWORTHY, J.K.; TEHRANCHIAN, P.; GITSOPOULOS, T.K.; LOKA, D.A.; OOSTERHUIS, D.M.; GEALY, D.R.; MOSS, S.R.; BURGOS, N.R.; MILLER, M.R. Cultivars to face climate change effects on crops and weeds: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v.36, p.1-12, 2016.

KOTAK, S.; LARKINDALE, J.; LEE, U.; KOSKULL-DÖRING, P.; VIERLING, E.; SCHARF, K.D. Complexity of the heat stress response in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v.10, p.310-316, 2007.

KRISHNAN, P.; RAMAKRISHNAN, B.; RAJA-REDDY, K.; REDDY, V.R. High temperature effects on rice growth, yield, and grain quality. **Advances in Agronomy**, v.111, p.87-206, 2011.

KRON, A.P.; SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V. Water deficiency at different developmental stages of *Glycine max* can improve drought tolerance. **Bragantia**, v.67, p.43-49, 2008.

KRUSE, N.D.; VIDAL, R.A.; DALMAZ, C.; TREZZI, M.M.; SIQUEIRA, I. Estresse oxidativo em girassol (*Helianthus annuus*) indica sinergismo para a mistura dos herbicidas metribuzin e clomazone. **Planta Daninha**, v.24, p.379-390, 2006.

KU, Y.S.; AU-YEUNG, W.K.; YUNG, Y.L.; LI, M.W.; WEN, C.Q.; LIU, X.; LAM, H.M. Drought stress and tolerance in soybean. **Licensee in Tech**, 2013.

KUMAR, A.; DIXIT, S.; RAM, T.; YADAW, R.B.; MISHRA, K.K.; MANDAL, N.P. Breeding high-yielding drought-tolerant rice: Genetic variations and conventional and molecular approaches. **Journal of Experimental Botany**, v.65, p.6265-6278, 2014.

KUMIMOTO, R.W.; SIRIWARDANA, C.L.; GAYLER, K.K.; RISINGER, J.R.; SIEFERS, N.; HOLT, B.F. Nuclear factor Y transcription factors have both opposing and additive roles in ABA-mediated seed germination. **Plos One**, v.8, e59481, 2013.

KVARATSKHELIA, M.; WINKEL, C.; THORNELEY, R.N.F. Purification and characterization of a novel class in peroxidase isoenzyme from tea leaves. **Plant Physiology**, v.114, p.1237-1245, 1997.

LAMEGO, F.P.; FLECK, N.G.; BIANCHI, M.A.; SCHAEGLER, C.E. Tolerância à interferência de plantas competidoras e habilidade de supressão por genótipos de soja – II. Resposta de variáveis de produtividade. **Planta Daninha**, v.22, p.491-498, 2004.

LAMEGO, F.P.; RUCHEL, Q.; KASPARY, T.E.; GALLON, M.; BASSO, C.J.; SANTI, A.L. Habilidade competitiva de cultivares de trigo com plantas daninhas. **Planta Daninha**, v.31, p.521-531, 2013.

LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima, 2000. 531p.

LEDFORD, H.K.; NIYOGI, K.K. Singlet oxygen and photo-oxidative stress management in plants and algae. **Plant Cell and Environment**, v.28, p.1037-1045, 2005.

LEMONS, J.P.; GALVÃO, J.C.C.; SILVA, A.A.; FONTANETTI, A.; CORRÊA, M.L.P.; CECON, P.R. Morfofisiologia de plantas de milho em competição com picão-preto e trapoeraba submetidas a roçada. **Planta Daninha**, v.30, p.487-496, 2012.

LEONARDO, F.A.P.; PEREIRA, W.E.; SILVA, S.M.; COSTA, J.P. Teor de clorofila e índice SPAD no abacaxizeiro cv. vitória em função da adubação nitrogenada. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.35, p.377-383, 2013.

LI, H.M.; XU, Z.; TANG, C. Effect of light emitting diodes on growth and morphogenesis of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plantlets in vitro. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v.103, p.155-163, 2010.

LI, Z.; WALKER, R.H.; WEHTJE, G.; HANCOCK, H.G. Using electrolyte leakage to detect soybean (*Glycine max*) cultivars sensitive to sulfentrazone. **Weed Technology**, v.14, p.699-704, 2000.

LICHTENTHALER, H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v.148, p.350-382, 1987.

LIN, K.H.; HUANG, M.Y.; HUANG, W.D.; HSU, M.H.; YANG, Z.W.; YANG, C.M. The effects of red, blue, and white light-emitting diodes on the growth, development, and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L. var. capitata). **Scientia Horticulturae**, v.150, p.86-91, 2013.

LINDEMOSE, S.; O'SHEA, C.; JENSEN, M.K.; SKRIVER, K. Structure, function and networks of transcription factors involved in abiotic stress responses. **International Journal of Molecular Sciences**, v.14, p.5842-5878, 2013.

LIPIEC, J.; DOUSSAN, C.; NOSALEWICZ, A.; KONDRACKA, K. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. **International Agrophysics**, v.27, p.463-477, 2013.

LIU, J.; ZHU, J.K. Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in a salt hypersensitive mutant of Arabidopsis. **Plant Physiology**, v.114, p.591-596, 1997.

LIU, Z.J.; ZHANG, X.L.; BAI, J.G.; SUO, B.X.; XU, P.L.; WANG, L. Exogenous paraquat changes antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in drought stressed cucumber leaves. **Scientia Horticulturae**, v.121, p.138-143, 2009.

LONG, S.P.; DRAKE, B.G. Effect of the long-term elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis in the C<sub>3</sub> sedge, *Scirpus olneyi*. **Plant Physiology**, v.96, p.221-226, 1991.

LUM, M.S.; HANAFI, M.M.; RAFII, Y.M.; AKMAR, S.N. Effect drought stress on growth, proline and antioxidant enzyme activities of upland rice. **The journal of Animal and Plant Science**, v.24, p.1487-1493, 2014.

MA, X.; WU, H.; JIANG, W.; MA, Y.; MA, Y. Interference between redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.) and cotton (*Gossypium hirsutum* L.): growth analysis. **Plos One**, v.10, p.1-18, 2015.

MACEDO, A.F.; MARCOS, V.L.; TAVARES, E.S.; LAGE, C.L.S.; ESQUIBEL, M.A. The effect of light quality on leaf production and development of in vitro-cultured plants of *Alternanthera brasiliana* Kuntze. **Environmental and Experimental Botany**, v.70, p.43-50, 2011.

MAJEROWICZ, N.; PERES, L.E.P. Fotomorfogênese em plantas. In: KERBAUY, G.B. Fisiologia vegetal. São Paulo: Guanabara Koogan, 2004. p.421-438.

MANABE, P.M.S.; MATOS, C.C.; FERREIRA, E.A.; SILVA, A.A.; SEDIYAMA, T.; MANABE, A.; SILVA, A.F.; ROCHA, P.R.R.; GALON, L. Características fisiológicas de feijoeiro em competição com plantas daninhas. **Bioscience Journal**, v.30, p.1721-1728, 2014.

MANZARA, T.; CARRASCO, P.; GRUISSEM, W. Developmental and organ-specific changes in promoter DNA-protein interactions in the tomato *RbcS* gene family. **Plant Cell**, v.3, p.1305-1316, 1991.

MARTEN, I.; DEEKEN, R.; HEDRICH, R.; ROELFSEMA, M.R. Light-induced modification of plant plasma membrane ion transport. **Plant Biology**, v.12, p.64-79, 2010.

MATTERS, G.L.; SCABDALIOS, J.G. Effect of elevated temperature on catalase and superoxide dismutase during maize development. **Differentiation**, v.30, p.190-210, 1986.

MENESES, C.H.S.G.; LIMA, L.H.G.M.; LIMA, M.M.A.; VIDAL, M.S. Aspectos genéticos e moleculares de plantas submetidas ao déficit hídrico. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibras**, v.10, p.1039-1072, 2006.

MEROTTO, JR.A.; FISCHER, A.J.; VIDAL, R.A. Perspectives for using light quality knowledge as an advanced ecophysiological weed management tool. **Planta Daninha**, v.27, p.407-419, 2009.

MEROTTO, JR.A.; VIDAL, R.A.; FLECK, N.G.; ALMEIDA, M.L. Interferência das plantas daninhas sobre o desenvolvimento inicial de plantas de soja e arroz através da qualidade da luz. **Planta Daninha**, v.20, p.9-16, 2002.

MEYER, A.J. The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. **Plant Physiology**, v.165, p.1390-1403, 2008.

MILLAR, A.J.; STRAUME, M.; CHORY, J.; CHUA, N.H.; KAY, S.A. The regulation of circadian period by phototransduction pathways in Arabidopsis. **Science**, v.267, p.1163-1166, 1995.

MILLER, G.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ, S.; MITTLER, R. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. **Plant, Cell and Environment**, v.33, p.453-467, 2010.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v.7, p.405-410, 2002.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; VAN BREUSEGEM, F. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends Plant Science**, v.9, p.490-498, 2004.

MIZUNO, M.; KAMEI, M.; TSUCHIDA, H. Ascorbate peroxidase and catalase cooperate for protection against hydrogen peroxide generated in potato tuber during low-temperature storage. **Biochemistry Molecular Biology International**, v.44, p.717-725, 1998.

MORAES, P.F.; LAAT, D.M.; SANTOS, M.E.A.H.P.; COLOMBO, C.A.; KIIHL, T. Expressão gênica diferencial em genótipos de mamona (*Ricinus communis* L.) submetidos a déficit hídrico induzido por PEG. **Bragantia**, v.74, p.25-32, 2015.

MORAES, P.V.D.; AGOSTINETTO, D.; GALON, L.; RIGOLI, R.P. Competitividade relativa de soja com arroz-vermelho. **Planta Daninha**, v.27, p.35-40, 2009.

MORILES, J.C.; HANSEN, S.; HORVATH, D.P.; REICKS, G.; CLAY, D.E.; CLAY, S.A. Microarray and growth analyses identify differences and similarities of early corn response to weeds, shade, and nitrogen stresses. **Weed Science**, v.60, p.158-166, 2012.

MORTENSEN, D.A.; COBLE, H.D. The influence of soil water content on common cocklebur (*Xanthium strumarium*) interference in soybeans (*Glycine max*). **Weed Science**, v.37, p.76-83, 1989.

MOSIER, D.G.; OLIVER, L.R. Common cocklebur (*Xanthium strumarium*) and entireleaf morningglory (*Ipomoea hederacea* var. *integriscula*) interference in soybeans (*Glycine max*). **Weed Science**, v.43, p.239-246, 1995.

MUNEER, S.; KIM, E.J.; PARK, J.P.; LEE, J.H. Influence of green, red and blue light emitting diodes on multiprotein complex proteins and photosynthetic activity under different light intensity in Lettuce leaves (*Lactuca sativa* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, v.15, p.4657-4670, 2014.

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. The function of tocopherols and tocotrienols in plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.21, p.31-57, 2002.

MUTHA, R.S.; MUTHULAKSMI, W.; BABY-RANI, K.; INDIRA, M.P. Studies on biochemical basis of heat tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Research journal of agriculture and biological sciences**, v.3, p.234-238, 2007.

NAKAZONO, E.M.; COSTA, M.C. da; FUTATSUGI, K.; M. PAULILO, T.S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v.24, p.173-179, 2001.

NANKISHORE, A.; FARRELL, A.D. The response of contrasting tomato genotypes to combined heat and drought stress. **Journal Plant Physiology**, v.202, p.75-82, 2016.

NASCIMENTO, S.P.; BASTOS, E.A.; ARAÚJO, E.C.E.; FREIRE FILHO, F.R.; SILVA, E.M. Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.15, p.853-860, 2011.

NEUMAIER, N.; NEPOMUCENO, A.L.; FARIAS, J.R.B. Estresses de ordem ecofisiológica. In: BONATO, E.R. **Estresses em soja**. Passo Fundo: EMBRAPA Trigo, 2000. 254p.

NEVES-BORGES, A.C.; GUIMARÃES-DIAS, F.; CRUZ, F.; MESQUITA, R.O.; NEPOMUCENO, A.L.; ROMANO, E.; LOUREIRO, M.E.; GROSSI-DE-SÁ, M.F.; ALVES-FERREIRA, M. Expression pattern of drought stress marker genes in soybean roots under two water deficit systems. **Genetics and Molecular Biology**, v.35, p.212-221, 2012.

NEVES, Diana Matos. **Mecanismos fisiológicos e expressão gênica relacionado à tolerância à seca em porta-enxertos de citros**. 2011. 77 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus.

NICHOLSON, R.L.; HAMMERSCHMIDT, R. Phenolic compounds and their role in disease resistance. **Annual Review of Phytopathology**, v.30, p.369-389, 1992.

NING, J.; LI, X.; HICKS, L.M.; XIONG, L. A Raf-like MAPKKK gene DSM1 mediates drought resistance through reactive oxygen species scavenging in rice. **Plant Physiology**, v.152, p.876-890, 2010.

NOCTOR, G.; FOYER, C.H. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C<sub>3</sub> photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? **Journal of Experimental Botany**, v.49, p.1895-1908, 1998.

NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C.H. Oxidative stress and antioxidative systems: recipes for successful data collection and interpretation. **Plant, Cell and Environment**, v.39, p.1140-1160, 2016.

NOHATTO, M.A.; BENEMANN, D.P.; OLIVEIRA, C.; VARGAS, L.; AVILA, L.A.; AGOSTINETTO, D. Expression of genes in cultivated rice and weedy rice in competition. **Australian Journal of Crop Science**, v.10, p.749-757, 2016.

NOHATTO, Marcos André. **Inter-relações fisiológicas de arroz irrigado com arroz-vermelho e resposta da cultura a herbicidas**. 2014. 172 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

OGREN, W.L. Photorespiration: pathways, regulation, and modification. **Annual Review of Plant Physiology**, v.35, p.415-442, 1984.

OLIVEIRA, C.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L.; ÁVILA, L.A.; TAROUCO, C.P. Does the resistance to glyphosate herbicide affect the competitive ability of ryegrass with soybean? **Planta Daninha**, v.32, p.189-196, 2014.

OLIVEIRA, Claudia. **Mudanças fisiológicas e moleculares na cultura do arroz e em plantas daninhas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> submetidas a estresses abióticos**. 2017. 166 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

OLLE, M.; VIRSILE, A. The effects of light emitting diode on greenhouse plant growth and quality. **Agriculture Food Science**, v.22, p.223-234, 2013.

OSAKABE, Y.; OSAKABE, K.; SHINOZAKI, K.; TRAN, L.S.P. Response of plants to water stress. **Frontiers Plant Science**, v.5, p.86, 2014.

OYA, T.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B.; TOBITA, S.; ITO, O. Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars – evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. **Plant Production Science**, v.7, p.129-137, 2004.

PACE, P.F.; CRALE, H.T.; EL-HALAWANY, S.H.M.; COTHREN, J.T.; SENSEMAN, S.A. Drought induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. **Journal Cotton Science**, v.3, p.183-187, 1999.

PAGE, E.R.; TOLLENAAR, M.; LEE, E.A.; LUKENS, L.; SWANTON, C.J. Shade avoidance: an integral component of cropweed competition. **Weed Research**, v.50, p.281-288, 2010.

PAIVA, A.S.; FERNANDES, E.J.; RODRIGUES, T.J.D.; TURCO, J.E.P. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. **Engenharia Agrícola**, v.25, p.161-169, 2005.

PALMEROS-SUÁREZ, P.A.; MASSANGE-SÁNCHEZA, J.A.; MARTÍNEZ-GALLARDO, N.A.; MONTERO-VARGAS, J.M.; GÓMEZ-LEYVA, J.F.; DÉLANO-FRIERA, J.P. The overexpression of an *Amaranthus hypochondriacus* NF-YC gene modifies growth and confers water deficit stress resistance in *Arabidopsis*. **Plant Science**, v.240, p.25-40, 2015.

PARK, S.; JEONG, J.S.; CHOI, Y.D.; KIM, J. Characterization of the rice *RbcS3* promoter and its transit peptide for use in chloroplast-targeted expression. **Plant Biotechnology Reports**, v.9, p.395-403, 2015.



- PARREIRA, M.C.; BARROSO, A.A.M.; PORTUGAL, J.M.; ALVES, P.L.C.A. Effect of drought stress on periods prior of weed interference (PPWI) in bean crop using arbitrary and tolerance estimation. **Australian Journal of Crop Science**, v.9, p.1249-1256, 2015.
- PASSINI, T.; CHRISTOFFOLETI, P.J.; YADA, I.F.U. Competitivity of the common-bean plant relative to the weed alexandergrass (*Brachiaria plantaginea* (Link) Hitch). **Scientia Agricola**, v.60, p.259-268, 2003.
- PATTERSON, D.T. Effects of environmental stress on weed/crop interactions. **Weed Science**, v.43, p.483-490, 1995.
- PATTERSON, D.T. Interference of five broadleaf weeds in soybeans. **Weed Science**, v.163, p.59, 1986.
- PAULSEN, H. Chlorophyll a/b-binding protein. **Photochemistry and Photobiology**, v.62, p.367-382, 1995.
- PEIXOTO, P.H.P. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.11, p.137-143, 1999.
- PÉREZ-TORRES, E.; PAREDES, M.; POLANCO, V.; BECERRA, V. Gene expression analysis: a way to study tolerance to abiotic stresses in crops species. **Chilean Journal of Agricultural Research**, v.69, p.260-269, 2009.
- PESSARAKLI, M. Supramolecular organization of water-soluble photosynthetic enzymes along the thylakoid membranes in chloroplasts. In: **Handbook of Photosynthesis**. 2.ed. Boca Raton, 2005. p.259-272.
- PEZZOPANE, C.G.; SANTOS, P.M.; CRUZ, P.G.; ALTOÉ, J.; RIBEIRO, F.A.; VALLE, C.B. Estresse por deficiência hídrica em genótipos de *Brachiaria brizantha*. **Ciência Rural**, v.45, p.871-876, 2015.
- PIANA, C.F.de.B.; SILVA, J.G.C.da; ANTUNES, I.F. Regionalização para o cultivo do feijão no Rio Grande do Sul com base na interação genótipo x ambiente. **Revista Ceres**, v.59, p.213-224, 2012.
- PIES, W.; LUZ, A.C.P.; WERLANG, T.; TIRONI, S.P. Habilidade competitiva de cevada com populações de azevém em relação ao teor de clorofila e aos componentes de produção. VI Jornada de Iniciação Científica e Tecnológica, UFSS. **Anais...** 2016.
- PITTELKOW, F.K.; JAKELATIS, A.; CONUS, L.A.; OLIVEIRA, A.A.de; GIL, J.de.O.; ASSIS, F.C.de; BORCHARTT, L. Interferência de plantas daninhas na cultura da soja transgênica. **Global Science and Technology**, v.2, p.38-48, 2009.
- PLACE, G.T.; REBERG-HORTON, S.C.; DICKEY, D.A.; CARTER JR, T.E. Identifying soybean traits of interest for weed competition. **Crop Science**, v.51, p.2642-2654, 2011.

PRADO, C.H.B.A.; MORAES, J.A.P.V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica**, v.33, p.103-112, 1997.

PRASAD, P.V.V.; PISIPATI, S.R.; MOMCILOVIC, I. RISTIC, Z. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.197, p.430-441, 2011.

RADOSEVICH, S.; HOLT, J.; GHERSA, C. **Ecology of weeds: relationship to agriculture and natural resource management**. 3.ed. Hoboken: John Wiley and Sons. 2007. 150p.

RADOSEVICH, S.R. Methods to study interactions among crops and weeds. **Weed Technology**, v.1, p.190-198, 1987.

RADOSEVICH, S.R.; HOLT, J.; GHERSA, C. **Weed ecology: implications for vegetation management**. 2.ed. Wiley, 1997. 589p.

RAJABI, R.; KHAVARI-NEJAD, R.A.; GHANATI, F.; NAJAFI, F. Effects of stress induced by post-emergence application of metribuzin herbicide on wheat. **African Journal of Biotechnology**, v.11, p.3773-3778, 2012.

RAJU, S.; SHAH, S.; GAIBHIVE, N. Effect of light intensity on photosynthesis and of sennosides in plant parts of senna (*Cassia angustifolia* Vahl.). **Indian Journal of Plant Physiology**, v.3, p.285-289, 2013.

RAMESH, K.; CHANDRASEKARAN, B.; BALASUBRAMANIAN, T.N.; BANGARUSAMY, U.; SIVASAMY, R.; SANKARAN, N. Chlorophyll dynamics in rice (*Oryza sativa*) before and after flowering based on SPAD (chlorophyll) meter monitoring and its relation with grain yield. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.188, p.102-105, 2002.

RAMESH, K.; RAO, A.N.; CHAUHAN, B.S. Role of crop competition in managing weeds in rice, wheat, and maize in India: a review. **Crop Protection**, v.95, p.14-21, 2017.

RAMÍREZ, V.; COEGO, A.; LÓPEZ, A.; AGORIO, A.; FLORS, V.; VERA, P. Drought tolerance in *Arabidopsis* is controlled by the OCP3 disease resistance regulator. **Plant Journal**, v.58, p.578-591, 2009.

REDA, F.; MANDOURA, H.M.H. Response of enzymes activities, photosynthetic pigments, proline to low or high temperature stressed wheat plant (*Triticum aestivum* L.) in the presence or absence of exogenous proline or cysteine. **International Journal of Academic Research**, v.3, p.108-115, 2011.

REDECLIMA (Rede Brasileira de Pesquisas sobre Mudanças Climáticas Globais). Disponível em: <<http://redeclima.ccst.inpe.br/index.php/quem-somos/>>. Acesso: 26 fev. 2018.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Growth- and leaf-temperature effects on photosynthesis of sweet orange seedlings infected with *Xylella fastidiosa*. **Plant Pathology**, v.53, p.334-340, 2004.

RIGOLI, R.P.; AGOSTINETTO, D.; SCHAEGLER, C.E.; DAL MAGRO, T.; TIRONI, S. Habilidade competitiva relativa do trigo (*Triticum aestivum*) em convivência com azevém (*Lolium multiflorum*) ou nabo (*Raphanus raphanistrum*). **Planta Daninha**, v.26, p.93-100, 2008.

RIVERO, R.M.; RUIZ, J.M.; ROMERO, L. Oxidative metabolism in tomato plants subjected to heat stress. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v.79, p.560-564, 2004.

RIZZARDI, M.A.; FLECK, N.G.; MUNDSTOCK, C.M.; BIANCHI, M.A. Perdas de rendimento de grãos de soja causadas por interferência de picão-preto e guaxuma. **Ciência Rural**, v.33, p.621-627, 2003.

RIZZARDI, M.A.; ROMAN, E.S.; BOROWSKI, D.Z.; MARCON, R. Interferência de populações de *Euphorbia heterophylla* e *Ipomoea ramosissima* isoladas ou em misturas sobre a cultura de soja. **Planta Daninha**, v.22, p.29-34, 2004.

ROLLINS, J.A.; HABTE, E.; TEMPLER, S.E.; COLBY, T.; SCHMIDT, J.; VON KORFF, M. Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Experimental Botany**, v.64, p.3201-3212, 2013.

ROSA, S.B.; CAVERZAN, A.; TEIXEIRA, F.K.; LAZZAROTTO, F.; SILVEIRA, J.A.G.; FERREIRA-SILVA, S.L.; ABREU-NETO, J.; MARGIS, R.; MARGIS-PINHEIRO, M. Cytosolic APx knock indicates an ambiguous redox response in rice. **Phytochemistry**, v.548, p.548-558, 2010.

ROUSH, M.L.; RADOSEVICH, S.R.; WAGNER, R.G.; MAXWELL, B.D.; PETERSEN, T.D. A comparison of methods for measuring effects of density and proportion in plant competition experiments. **Weed Science**, v.37, p.268-275, 1989.

ROUSSEAU, M.C.; BALLARE, C.L.; JORDAN, E.T.; VIERSTRA, R.D. Directed overexpression of *PHYA* locally suppresses stem elongation and leaf senescence responses to far-red radiation. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p.1551-1558, 1997.

RUBIN, R.S.; LANGARO, A.C.; MARIANI, F.; AGOSTINETTO, D.; BERTO, R.M. Habilidade competitiva relativa de arroz irrigado com arroz-vermelho suscetível ou resistente ao herbicida imazapyr + imazapic. **Arquivos Instituto Biológico**, v.81, p.173-179, 2014.

RUBIN, Rafael Salles. **Alterações morfofisiológicas em biótipos de arroz vermelho em competição com arroz-irrigado**. 2012. 101 f. Dissertação (Mestrado em Fitossanidade) - Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

RUSACZONEK, A.; CZARNOCKA, W.; KACPRZAK, S.; WITOŃ, D.; ŚLESIAK, I.; SZECHYŃSKA-HEBDA, M.; GAWROŃSKI, P.; KARPIŃSKI, S. Role of phytochromes A and B in the regulation of cell death and acclimatory responses to UV stress in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Experimental Botany**, v.66, p.6679-6695, 2015.

SABERALIA, S.F.; MOHAMMADI, K. Organic amendments application down weight the negative effects of weed competition on the soybean yield. **Ecological Engineering**, v.82, p.451-458, 2015.

SAGE, R.F. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. **New Phytologist**, v.161, p.341-370, 2004.

SAGE, R.F. Variation in the K<sub>cat</sub> of rubisco in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants and some implications for photosynthetic performance at light and low temperature. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.609-620, 2002.

SAGE, R.F.; KUBIEN, D.S. The temperature response of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. **Plant Cell and Environment**, v.30, p.1086-1106, 2007.

SAGE, R.F.; MCNKOWN, A.D. Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.303-317, 2006.

SAIBO, N.J.M.; LOURENÇO, T.; OLIVEIRA, M.M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. **Annals of Botany**, v.103, p.609-623, 2009.

SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVA, G.C. Water stress tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.): variations in hydrogen peroxide accumulation and antioxidant activity in tolerant and susceptible genotypes. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.186, p.63-70, 2001.

SAKAMOTO, A.; MURATA, N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. **Plant Cell and Environment**, v.25, p.163-171, 2002.

SAKUMA, Y.; MARUYAMA, K.; OSAKABE, Y.; QUIN, F.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Functional analysis of an Arabidopsis transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. **Plant Cell**, v.18, p.1292-1309, 2006.

SARDANA, V.; MAHAJAN, G.; JABRAN, K.; CHAUHAN, B.S. Role of competition in managing weeds: An introduction to the special issue. **Crop Protection**, v.95, p.1-7, 2017.

SAS INSTITUTE. SAS OnlineDoc® version 8, SAS Institute Inc, 1999. Disponível em: <<http://v8doc.sas.com/sashtml/>>. Acesso em: 08 jun. 2017.

SATO, S.; IYAMA, M.K.; IWATA, T.; MAKITA, N.; FURUKAWA, H.; IKEDA, H. Moderate increase of mean daily temperature adversely affects fruit set of *Lycopersicon esculentum* by disrupting specific physiological processes in male reproductive development. **Annals of Botany**, v.97, p.731-738, 2006.

SAYED, O.H.; EARNSHAW, M.J.; EMES, M.J. Photosynthetic responses of different varieties of wheat to high temperature: II. Effect of heat stress on photosynthetic electron transport. **Journal of Experimental Botany**, v.40, p.633-638, 1989.

SCHAT, H.; SHARMA, S.S.; VOOIJS, R. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a non-tolerant ecotype of *Silene vulgaris*. **Physiologia Plantarum**, v.101, p.477-482, 1997.

SCHOBERT, B.; TSCHESCHE, H. Unusual solution properties of pro- line and its interactions with proteins. **Biochemical Biophysica Acta**, v.541, p.270-277, 1978.

SCHRADER, S.M.; WISE, R.R.; WACHOLTZ, W.F.; ORT, D.R.; SHARKEY, T.D.; Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.725-735, 2004.

SCHRECK, R.; BAEUERLE, P.A. The role of oxygen radicals as second messenger. **Trends Cell Biology**, v.1, p.39-42, 1991.

SEHGAL, A.; SITA, K.; KUMAR, J.; KUMAR, S.; SINGH, S.; SIDDIQUE, K.H.M.; NAYYAR, H. Effects of drought, heat and their interaction on the growth, yield and photosynthetic function of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes varying in heat and drought sensitivity. **Frontiers Plant Science**, v.8, p.1-22, 2017.

SEO, P.J.; XIANG, F.; QIAO, M.; PARK, J.Y.; LEE, Y.N.; KIM, S.G.; LEE, Y.H.; PARK, W.J.; PARK, C.M. The MYB96 transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v.151, p.275-289, 2009.

SERGIER, I.; ALEXIEVA, V.; KARANOV, E. Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plant. **Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences**, v.51, p.121-124, 1997.

SHAH, N.H.; PAULSEN, G.M. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. **Plant Soil**, v.257, p.219-226, 2003.

SHARKEY, T. Effects of moderate heat stress on photosynthesis importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. **Plant, Cell and Environment**, v.28, p.269-277, 2005.

SHARMA, P.; JHA, A.B.; DUBEY, R.S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v.2012, p.1-26, 2012.

SHEN, H.; TANG, Y.; MURAOKA, H.; WASHITANI, I. Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions. **Journal of Plant Research**, v.121, p.191-200, 2008.

SHIGEOKA, M.M.; MAJAHARJU, M.; SOMERSALO, S.; PEHU, E. Freezing tolerance, cold acclimation and oxidative stress in potato: paraquat tolerance is related to acclimation but it a poor indicator of freezing tolerance. **Physiologia Plantarum**, v.2, p.454-460, 2002.

SHINOHARA, T.; LESKOVAR, D.I. Effects of ABA, antitranspirants, heat and drought stress on plant growth, physiology and water status of artichoke transplants. **Scientia Horticulturae**, v.165, p.225-234, 2014.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SEKI, M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. **Current Opinion in Plant Biology**, v.6, p.410-417, 2003.

SHIVRAIN, V.K.; BURGOS, N.R.; SCOTT, R.C.; GBUR JR., E.E.; ESTORNINOS JR., L.E.; McCLELLAND, M.R. Diversity of weedy red rice (*Oryza sativa* L.) in Arkansas, U.S.A. in relation to weed management. **Crop Protection**, v.29, p.721-730, 2010.

SILVA, A.A.; FERREIRA, F.A.; FERREIRA, L.R.; SANTOS, J.B.dos. Biologia de plantas daninhas. In: SILVA, A.A.; SILVA, J.F. **Tópicos em manejo de plantas daninhas**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, p.17-61, 2007.

SILVA, A.F.; CONCENÇO, G.; ASPIAZÚ, I.; FERREIRA, E.A.; GALON, L.; COELHO, A.T.C.P.; SILVA, A.A.; FERREIRA, F.A. Interferência de plantas daninhas em diferentes densidades no crescimento da soja. **Planta Daninha**, v.27, p.75-84, 2009a.

SILVA, B.P.; CARVALHO, L.B.; ALVES, P.L.C.A.; SOUZA, M.C.; MAGÁRIO, F.B. Interferência de caruru-de-mancha, maria-pretinha, picão-preto e tiririca em tomateiro industrial. **Bragantia**, v.69, p.313-318, 2010.

SILVA, D.R.O.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L.; LANGARO, A.C.; DUARTE, T.V. Habilidade competitiva, alterações no metabolismo secundário e danos celulares de soja competindo com *Conyza bonariensis* resistente e suscetível a glyphosate. **Planta Daninha**, v.32, p.579-589, 2014.

SILVA, D.R.O.; VARGAS, L.; AGOSTINETTO, D.; SANTOS, F.M. Photosynthetic performance of glyphosate resistant and glyphosate susceptible fleabane under light intensity. **Planta Daninha**, v.35, e017166275, 2017.

SILVA, F.A.; SEDIYAMA, T.; BORÉM, A. **Importância econômica**. In: Soja: do plantio à colheita. Editora UFV, 2015. p.55-65.

- SILVA, J.; SACCINI, V.A.V.; SANTOS, D.M.M. Estresse térmico no acúmulo de prolina livre de plântulas de guandu oriundas de sementes tratadas com poliaminas. **Semina**, v.36, p.103-122, 2015.
- SILVA, M.R.M.; DURIGAN, J.C. Períodos de interferência das plantas daninhas na cultura do arroz de terras altas. I - cultivar IAC 202. **Planta Daninha**, v.24, p.685-694, 2006.
- SILVA, M.R.M.; DURIGAN, J.C. Períodos de interferência das plantas daninhas na cultura do arroz de terras altas. II - cultivar caiapó. **Bragantia**, v.68, p.373-379, 2009.
- SILVA, N.E.; FERREIRA-SILVA, S.L.; FONTENELE, A.V.; RIBEIRO, R.V.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, v.165, p.1157-1164, 2010.
- SILVA, A.F.; FERREIRA, E.A.; CONCENÇO, G.; FERREIRA, F.A.; ASPIAZU, I.; GALON, L.; SEDIYAMA, T.; SILVA, A.A. Densidades de plantas daninhas e épocas de controle sobre os componentes de produção da soja. **Planta Daninha**, v.26, p.65-71, 2008.
- SIMÕES-ARAUJO, J.L.; RUMJANEK, N.G.; MARGIS-PINHEIRO, M. Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.5, p.33-41, 2003.
- SNIDER, J. L.; OOSTERHUIS, D.M.; KAWAKAMI, E.M. Genotypic differences in thermotolerance are dependent upon pre-stress capacity for antioxidant protection of the photosynthetic apparatus in *Gossypium hirsutum*. **Physiologia Plantarum**, v.138, p.268-277, 2010.
- Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. Comissão de Química e Fertilidade do Solo. **Manual de adubação e de calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina**. 10.ed. Porto Alegre, 2004. 400p.
- SOHN, S.O.; BACK, K. Transgenic rice tolerant to high temperature with elevated contents of dienoic fatty acids. **Biologia Plantarum**, v.51, p.340-342, 2007.
- SOMASHEKARAIHAH, S.V.; PADMAJI, K.; PRASAD, A.R.K. Phytotoxicity of cadmium ions on germinating seeding of mung bean (*Phaseolus vulgaris*): involvement of lipid peroxidation in chlorophyll degradation. **Physiologia Plantarum**, v.85, p.85-89, 1992.
- STEPHENSON, T.J.; MCINTYRE, C.L.; COLLET, C.; XUE, G.P. Genome-wide identification and expression analysis of the NF-Y family of transcription factors in *Triticum aestivum*. **Plant Molecular Biology**, v.65, p.77-92, 2007.
- SUN, W.; XU, X.H.; LU, X.; XIE, L.; BAI, B.; ZHENG, C.; SUN, H.; HE, Y.; XIE, X. The rice phytochrome genes, PHYA and PHYB, have synergistic effects on another development and pollen viability. **Scientific Reports**, v.7, n.6439, 2017.

SUN, Y.; OBERLEY, L.W. The inhibition of catalase by glutathione. **Free Radical Biology Medical**, v.7, p.595-602, 1989.

SUNOHARA, Y.; MATSUMOTO, H. Oxidative injury induced by the herbicide quinclorac on *Echinochloa oryzicola* Vasing. and the involvement of antioxidative ability in its highly selective action in grass species. **Plant Science**, v.167, p.597-606, 2004.

SUNOHARA, Y.; SHIRAI, S.; WONGKANTRAKORN, N.; MATSUMOTO, H. Sensitivity and physiological responses of *Eleusine indica* and *Digitaria adscendens* to herbicides quinclorac and 2,4-D. **Environmental and Experimental Botany**, v.68, p.157-164, 2010.

SUZUKI, N.; RIVERO, R.M.; SHULAEV, V.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Abiotic and biotic stress combinations. **New Phytologist**, v.203, p.32-43, 2014.

SVYATYNA, K.; RIEMANN, M. Light-dependent regulation of the jasmonate pathway. **Protoplasma**, v.249, p.137-145, 2012.

SZABADOS, L.; KOVÁCS, H.; ZILBESTEIN, A.; BOUCHEREAU, A. Plants in extreme environments: importance of protective compounds in stress tolerance. **Advances in Botanical Research**, v.57, p.106-133, 2011.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Brasil. 7.ed. Artmed, 2017. 888p.

TAKANO, M.; KANEGAE, H.; SHINOMURA, T.; MIYAO, A.; HIROCHIKA, H.; FURUYA, M. Isolation and characterization of rice phytochrome A mutants. **Plant Cell**, v.13, p.521-534, 2001.

TARHANEN, S.; METSARINNE, S.; HOLOPAINEN, T.; OKSANEN, J. Membrane permeability response of lichen *Bryoria fuscescens* to wet deposited heavy metals and acid rain. **Environmental Pollution**, v.104, p.121-129, 1999.

TERZAGHI, W.B.; CASHMORE, A.R. Light-regulated transcription. **Annual Review of Plant Biology**, v.46, p.445-474, 1995.

TORRES, J.A.P.; SCHIAVINATO, M.A. Crescimento, eficiência fotossintética e eficiência do uso da água em quatro espécies de leguminosas arbóreas tropicais. **Hoehnea**, v.35, p.395-404, 2008.

TRIPATHY, B.C.; MOHAPATRA, A.; GUPTA, I. Impairment of the photosynthetic apparatus by oxidase stress induced by photosensitization reaction of protoporphyrin IX. **Biochimica Biophysica Acta**, v.1767, p.860-868, 2007.

TURNER, N.C.; MEYER, R. Synthesis of regional impacts and global agricultural adjustments in **Crop Adaptation to Climate Change**, eds. YADAV, S.S.; REDDEN, R.J.; HATFIELD, J.L.; LOTZE-CAMPEN, H.; HALL, A.E. (Chichester: Wiley-Blackwell), p.156-165, 2011.



ULGUIM, A.da.R.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L.; ZANDONA, R.R.; FRANCO, J.J.; FRAGA, D.S. Competition of wild poinsettia biotypes, with a low-level resistance and susceptible to glyphosate, with soybean. **International Journal of Agriculture and Environmental Research**, v.2, p.1791-1806, 2016.

ULGUIM, A.da.R.; AGOSTINETTO, D.; OLIVEIRA, C.; RUCHEL, Q.; SILVA, J.D.G.; VARGAS, L.; AVILA, L.A. Does competition between soybeans and wild poinsettia with low-level resistance or susceptibility to glyphosate affect physiology and secondary metabolism? **Semina**, v.38, p.1133-1144, 2017.

URANO, K.; MARUYAMA, K.; OGATA, Y.; MORISHITA, Y.; TAKEDA, M.; SAKURAI, N.; SUZUKI, H.; SAITO, K.; SHIBATA, D.; KOBAYASHI, M.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in *Arabidopsis* by metabolomics. **Plant Journal**, v.57, p.1065-1078, 2009.

VACHA, F.; ADAMEC, F.; VALENTA, J.; VACHA, M. Spatial location of photosystem pigment-protein complexes in thylakoid membranes of chloroplasts of *Pisum sativum* studied by chlorophyll fluorescence. **Journal of Luminescence**, v.123, p.301-303, 2007.

VAIDYANATHAN, H.; SIVAKUMAR, P.; CHAKRABARTY, R.; THOMAS, G. Scavenging of reactive oxygen species in NaCl-stressed rice (*Oryza sativa* L.) - Differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. **Plant Science**, v.165, p.1411-1418, 2003.

VALERIO, M.; TOMECEK, M.; LOVELLI, S.; ZISKA, L. Assessing the impact of increasing carbon dioxide and temperature on crop-weed interactions for tomato and a C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> weed species. **European Journal of Agronomy**, v.50, p.60-65, 2013.

VALERIO, M.; TOMECEK, M.B.; LOVELLI, L.; ZISKA, L.H. Quantifying the effect of drought on carbon dioxide induced changes in competition between a C<sub>3</sub> crop (tomato) and a C<sub>4</sub> weed (*Amaranthus retroflexus*). **Weed Research**, v.51, p.591-600, 2011.

VAN ACKER, R.C.; SWANTON, C.J.; WEISE, S.F. The critical period of weed control in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). **Weed Science**, v.41, p.194-200, 1993a.

VAN ACKER, R.C.; WIESE, S.F.; SWANTON, C.J. Influence of interference from a mixed weed species stand on soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) growth. **Canadian Journal of Plant Science**, v.73, p.1293-1304, 1993b.

VAN BAVEL, C.H.M.; LASCANO, R.; WILSON, D.R. Water relations of fritted clay. **Soil Science Society of America Journal**, v.42, p.657-659, 1978.

VAN BREUSEGEM, F.; VRANOVÁ, E.; DAT, J.F.; INZÉ, D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v.161, p.405-414, 2001.

VANDENABEELE, S.; KELEN, K.V.D.; DAT, J.; GADJEV, I.; BOONEFAES, T.; MORSA, S.; ROTTIERS, P.; SLOOTEN, L.; MONTAGU, M.V.; ZABEAU, M.; INZÉ, D.; BREUSEGEM, F.V. A comprehensive analysis of hydrogen peroxide-induced gene expression in tobacco. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.100, p.16113-16118, 2003.

VENSKE, E.; SCHAEGLER, C.E.; ROSA, M.P.; BORGES, C.T.; AVILA, L.A.; ZIMMER, P.D. Initial development of red and cultivated rice in response to light and air temperature. **Journal of Seed Science**, v.35, p.510-518, 2013.

VERMA, S.; MISHRA, S.N. Putrescine alleviation of growth in salt stressed Brassica juncea by inducing antioxidative defense system. **Journal of Plant Physiology**, v.162, p.669-677, 2005.

VILÀ, M.; WILLIAMSON, M.; LONSDALE, M. Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? **Biological Invasions**, v.6, p.59-69, 2004.

VÍTOLO, H.F.; SOUZA, G.M.; SILVEIRA, J.A.G. Cross-scale multivariate analysis of physiological responses to high temperature in two tropical crops with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v.80, p.54-62, 2012.

VÍTOLO, Hilton Fabricio. **Plasticidade fenotípica em *Glycine max* e *Brachiaria brizantha* sob diferentes regimes de temperatura**. 2011. 45 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade do Oeste Paulista, Presidente Prudente.

VIVIAN, R.; DOURADO-NETO, D.; SILVA, A.A.; VICTORIA FILHO, R.; YEDA, M.P.; RUIZ-CORRÊA, S. Análise de crescimento de erva-de-touro em competição com soja cultivada sob deficiência hídrica. **Planta Daninha**, v.31, p.599-610, 2013.

VOLETI, S.R.; SINGH, V.P. Influence of low light irradiance on grain filling in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.176, p.1-4, 1996.

WAHID, A.; GELANI, S.; ASHRAF, M.; FOOLAD, M.R. Heat tolerance in plants: an overview. **Environmental and Experimental Botany**, v.61, p.199-223, 2007.

WAHID, A.; GHAZANFAR, A. Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. **Journal of Plant Physiology**, v.163, p.723-730, 2006.

WANDSCHEER, A.C.D.; RIZZARDI, M.A.; REICHERT, M. Competitive ability of corn in coexistence with goosegrass. **Planta Daninha**, v.31, p.281-289, 2013a.

WANDSCHEER, A.C.D.; RIZZARDI, M.A.; REICHERT, M.; GAVIRAGHI, F. Competitividade de capim-pé-de-galinha com soja. **Ciência Rural**, v.43, p.2125-2131, 2013b.

WANG, J.H.; GENG, L.H.; ZHANG, C.M. Research on the weak signal detecting technique for crop water stress based on wavelet denoising. **Advanced Materials**, v.424, p.966-970, 2012.

WANG, S.H.; YANG, Z.M.; LU, B.; LI, S.Q.; LU, Y.P. Copper induced stress and antioxidative responses in roots of *Brassica juncea* L. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v.45, p.203-212, 2004.

WANG, X.Y.; XU, X.M.; CUI, J. The importance of blue light for leaf area expansion, development of photosynthetic apparatus, and chloroplast ultrastructure of *Cucumis sativus* grown under weak light. **Photosynthetica**, v.53, p.213-222, 2015.

WAY, D.A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, v.30, p.669-688, 2010.

WERNER, J.E.; FINKELSTEIN, R.R. Arabidopsis mutants with reduced response to NaCl and osmotic stress. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v.34, p.913-922, 1995.

WHEELER, T.R.; CRAUFURD, P.Q.; ELLIS, R.H.; PORTER, J.R.; VARA-PRASAD, P.V. Temperature variability and the yield of annual crops. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v.82, p.159-167, 2000.

WILLARD, T.S.; GRIFFIN; J.L.; REYNOLDS, D.B.; SAXTON, A.M. Interference of wild poinsettia (*Euphorbia heterophylla*) with soybean (*Glycine max*). **Weed Technology**, v.8, p.679-683, 1994.

XU, L.; LIN, I.; TAO, Q.; LIANG, M.; ZHAO, G.; YIN, X.; FU, R. Multiple NUCLEAR FACTOR Y transcription factors respond to abiotic stress in *Brassica napus* L. **Plos One**, v.9, e111354, 2014.

YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic-and cold-stress-responsive promoters. **Trends in Plant Science**, v.10, p.88-94, 2005.

YAMASHITA, O.M.; GUIMARÃES, S.C.; CAVENAGHI, A.L. Germinação das sementes de *Conyza canadenses* e *Conyza bonariensis* em função da qualidade de luz. **Planta Daninha**, v.29, p.737-743, 2011.

YILDIZ, M.; TERZI, H. Small heat shock protein responses in leaf tissues of wheat cultivars with different heat susceptibility. **Biologia**, v.63, p.521-525, 2008.

YOON, M.; PUTTERILL, J.J.; ROSS, G.S.; LAINGW, A. Determination of the relative expression levels of rubisco small subunit genes in *Arabidopsis* by rapid amplification of cDNA ends. **Analytical Biochemistry**, v.291, p.237-244, 2001.

YOSHIMURA, Y.; KUBOTA, F.; UENO, O. Structural and biochemical bases of photorespiration in C<sub>4</sub> plants: quantification of organelles and glycine decarboxylase. **Planta**, v.220, p.307-317, 2004.

ZANINI, A.M.; SANTOS, E.M. Competição entre espécies de plantas - resumo. **Revista da FZVA**, v.11, p.10-30, 2004.

ZHANG, H.; ZHANG, S.; MENG, Q.; ZOU, J.; JIANG, W.; LIU, D. Effects of aluminum on nucleoli in root tip cells, root growth and the antioxidant defense system in *Vicia faba* L. **Acta Biologica Cracoviensia**, v.51, p.99-106, 2009.

ZISKA, L. Observed changes in soybean growth and seed yield from *Abutilon theophrasti* competition as a function of carbon dioxide concentration. **Weed Research**, v.53, p.140-145, 2012.

ZISKA, L.H. The impact of elevated CO<sub>2</sub> on yield loss from a C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> weed in Field-grown soybean. **Global Change Biology**, v.6, p.899-905, 2000.

ZISKA, L.H.; BUNCE, J.A. Influence of increasing carbon dioxide concentration on the photosynthetic and growth stimulation of selected C<sub>4</sub> crops and weeds. **Photosynthesis Research**, v.54, p.199-208, 1997.

## **VITA**

Queli Ruchel é filha de Antonio Ruchel e Loreci de Fatima Pelinzon Ruchel. Nasceu em 18 de outubro de 1989, no Município de Rodeio Bonito, Rio Grande do Sul. Formou-se pelo Colégio Estadual Doutor Liberato Salzano Vieira da Cunha em Liberato Salzano/RS no ano de 2006. No ano de 2007 ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal de Santa Maria (CESNORS/UFSM), onde se graduou como Engenheira Agrônoma em 2011. No período de 2008 a 2011 desenvolveu atividades como monitora, estagiária e bolsista de Iniciação Científica (PIBIC/CNPq), atuando no Departamento de Ciências Agronômicas e Ambientais. Em 2014, concluiu o curso de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, em Capão do Leão/RS sob orientação do Prof. Dr. Leandro Vargas, tendo ingressado no mesmo ano no curso de doutorado, na mesma instituição.